

ÉVALUATION INTÉGRÉE DES IMPACTS DES PRÉLÈVEMENTS DE BIOMASSE FORESTIÈRE SUR LA BIODIVERSITÉ ET LE FONCTIONNEMENT DES ÉCOSYSTÈMES

par

Idaline Laigle

thèse présentée au Département de biologie en vue
de l'obtention du grade de docteur ès sciences (Ph.D.)

FACULTÉ DES SCIENCES
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

Sherbrooke, Québec, Canada, mai 2018

Le 21 mai 2018

le jury a accepté la thèse de Mademoiselle Idaline Laigle dans sa version finale.

Membres du jury

Professeur Dominique Gravel
Directeur de recherche
Département de biologie

Docteure Isabelle Aubin
Codirectrice de recherche
Centre de Foresterie des Grands Lacs
Service Canadien des Forêts

Professeur Bill Shipley
Évaluateur interne
Département de biologie

Professeure Sophie Calmé
Président-rapporteur
Département de biologie

Professeur Christopher Buddle
Évaluateur externe
Department of Natural Resource Sciences
McGill University

SOMMAIRE

Ce projet de doctorat a pour objectif de déterminer les effets des prélèvements de biomasse forestière sur le fonctionnement des écosystèmes, à l'aide d'une approche multitrophique. Les industries forestières portent un grand intérêt à la valorisation des débris ligneux provenant de coupe de plantations forestières, alors que les conséquences écologiques de cette exploitation à grande échelle sont encore méconnues. Les débris ligneux jouent un rôle de protection du sol et d'habitat, et à long terme, ils fournissent un apport constant en nutriments. Plusieurs études ont montré une réponse des invertébrés du sol aux retraits de débris ligneux en ce qui concerne leur composition et l'abondance des espèces. Cependant, les effets des perturbations sont généralement étudiés sur un, ou quelques groupes taxonomiques à la fois. Les perturbations affectent pourtant les espèces directement, mais aussi indirectement, par le biais des interactions entre espèces. Les communautés du sol sont composées d'espèces très diverses, qui interagissent entre elles de façon variée. Cette grande diversité rend l'étude de leurs réponses aux perturbations difficile. De plus, l'ensemble de ces espèces participent en synergie au fonctionnement de l'écosystème. Dans ce projet, nous nous intéressons aux effets à court terme de différents traitements de retraits de biomasse, sur la biodiversité des sols et les processus écosystémiques, sur un site expérimental du nord de l'Ontario. Ces traitements diffèrent par leur intensité de perturbation du sol ainsi que leur quantité de bois résiduelle. Nous avons utilisé les approches par traits, et par réseaux afin de simplifier l'étude de ces communautés. Nous avons tout d'abord vérifié si l'approche par traits, généralement utilisée en écologie végétale, pouvait permettre de mieux comprendre l'assemblage et le fonctionnement des communautés multitrophiques. Afin de réaliser cette étude, nous avons utilisé un modèle théorique, et une base de données, dans laquelle était documentée la composition en espèces invertébrées de 48 réseaux trophiques de sols forestiers, ainsi que les interactions entre espèces. En parallèle, nous avons analysé empiriquement les réponses des traits des organismes du sol, et des taux de décomposition de la litière, aux traitements de retrait de biomasse. Grâce à l'ensemble de ces travaux, nous avons pu

révéler des relations entre la composition fonctionnelle, la structure des réseaux, et leur fonctionnement. Nous avons pu déterminer que certains traits, dont la masse corporelle, permettent de prédire les interactions entre espèces, et les effets de celles-ci sur le fonctionnement de la communauté du sol. Nos résultats suggèrent également que les réseaux trophiques du sol sont dominés par une régulation "bottom-up". Les carnivores généralistes semblent toutefois importants pour la régulation des forces de compétition entre les espèces des niveaux trophiques intermédiaires. Cependant, les effets des espèces sur la biomasse des autres espèces, des détritus et de l'azote étaient variables en fonction des communautés, et ne pouvaient être expliqués par leurs traits seulement. Nos résultats soulignent, une fois encore, la complexité des réseaux trophiques des sols qui est en grande partie la conséquence d'effets indirects. Bien qu'un travail supplémentaire soit nécessaire, nos résultats suggèrent de préserver les couches superficielles du sol et une petite quantité de débris ligneux afin de préserver la qualité et la productivité des réseaux trophiques des sols en pinèdes grises ontariennes. Notre étude démontre la faisabilité et la pertinence des études multitrophiques rendues possibles grâce à la combinaison de l'approche par traits, et par réseaux, ainsi que de travaux théoriques et empiriques.

Mots-clés : Réseau, multitrophique, traits, interactions, biomasse forestière, sol, fonctionnement.

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d’abord à remercier mes directeurs Dominique Gravel, et Isabelle Aubin pour avoir été, si longtemps, des conseillers, psychologues, amis, philosophes, et bien plus encore. Merci aussi aux membres de mon comité, Bill Shipley et Mickaël Hedde pour leurs précieux conseils. Merci au Centre des Sciences de la Biodiversité du Québec, au programme de Modélisation de la Complexité de la Forêt, et au CRSNG pour l’aide apportée, pour m’avoir permis de vivre, d’accéder à de nombreuses conférences, et formations très enrichissantes.

Je remercie ensuite tous les collaborateurs d’Island Lake et les techniciens du Service Canadien des Forêts, sans qui ce projet n’aurait jamais abouti : Lisa Venier, Kara Webster, Paul Hazlett, Rob Fleming, Dave Morris, Laurent Rousseau, Tanya Handa, Nathan Basiliko, Marco Moretti, Christian Messier, Timothy Work, Emily Smenderovac, Paul Georges, Stéphanie Wilson, Kevin Good, Colin Lachance et Tom Weldon.

Un grand merci à tous les étudiants et post-docs passés dans l’IE lab grâce à qui la dynamique de lab était toujours extraordinaire. Un énorme merci surtout à Steve Vissault, alias Steve Overflow, pour m’avoir aidé à braver Mammouth, Github et autres trucs de geek.

Merci à tous mes amis et colocos de France, Rimouski et Sherbrooke, et tout particulièrement à Marion, Marine, Tasneem, Olivier, Clémence, Antoine, Hipolito, Lou, et encore plus particulièrement à Michaël, tu ne sais pas non plus à quel point je te suis redevable. Merci à l’écurie aux petits soins, Marie et tous ses chevaux qui m’ont permis de ne pas lâcher. Un grand merci à Philippe pour m’avoir réconforté maintes fois et bien choyé.

Je remercie bien sûr mes parents, pour leur soutien depuis 28 ans, et tout ce qu’ils m’ont donné afin d’être là où j’en suis aujourd’hui. Merci aussi à ma soeur et mon tout petit frère.

Merci également à tous mes profs qui m’ont fait découvrir l’écologie, et donner l’envie de me rendre jusqu’au doctorat. Et finalement, merci à toute l’équipe médicale du CHU de Grenoble, de Sancellemoz, les pisteurs, et à la RAMQ, pour m’avoir remis d’aplomb afin de finir ce projet.

TABLE DES MATIÈRES

SOMMAIRE	v
REMERCIEMENTS	vii
LISTE DES ABBRÉVIATIONS	xii
LISTE DES TABLEAUX	xiii
LISTE DES FIGURES	xiv
1 CHAPITRE 1 : INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1.1 La biomasse forestière	1
1.2 Fonctionnement des communautés du sol	4
1.3 L'approche par traits	7
1.4 L'approche par réseaux	10
1.5 Objectifs	13
1.6 Méthodes	15
1.6.1 Présentation du site expérimental d'Island Lake	16
1.6.2 Inventaires	18
1.6.3 Expérience de décomposition de la litière	19
1.6.4 Étude théorique	21
1.6.5 Intégration de la théorie à l'empirique	22
2 CHAPITRE 2 : SPECIES TRAITS AS DRIVERS OF FOOD WEB STRUCTURE	24
2.1 Description de l'article et contribution	24
2.2 Abstract	25
2.3 Introduction	26
2.4 Material & Methods	30

2.4.1	Datasets	30
2.4.2	Statistical analysis	33
2.5	Results	37
2.6	Discussion	42
2.6.1	From traits to interactions	42
2.6.2	From functional structure to network structure	44
2.6.3	Conclusion	47
2.6.4	Acknowledgments	47
2.7	References	48
3	CHAPITRE 3 : SPECIES TRAITS AND COMMUNITY PROPERTIES EX- PLAIN SPECIES EXTINCTION EFFECTS ON DETRITUS BASED FOOD WEBS	57
3.1	Description de l'article et contribution	57
3.2	Abstract	59
3.3	Introduction	60
3.4	Material & Methods	62
3.4.1	Dynamics	63
3.4.2	Simulations and analyses	68
3.5	Results	71
3.6	Discussion	77
3.7	References	81
4	CHAPITRE 4 : DIRECT AND INDIRECT EFFECTS OF FOREST HARVES- TING DISTURBANCE ON SOIL FOOD WES AND LITTER DECOMPOSI- TION	90
4.1	Description de l'article et contribution	90
4.2	Abstract	91
4.3	Introduction	92

4.4	Material & Methods	95
4.4.1	Study site	95
4.4.2	Sampling	96
4.4.3	Species traits	98
4.4.4	Environmental data	99
4.4.5	Litter decomposition	101
4.4.6	Statistical analyses	102
4.5	Results	105
4.5.1	Differences among treatments according to environmental variables	105
4.5.2	Trait and taxonomic group responses to environmental variables	106
4.5.3	Evaluation of litter decomposition responses	110
4.5.4	Investigation of direct and indirect effects	112
4.6	Discussion	114
4.7	References	118
5	CHAPITRE 5 : DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSION	132
5.1	Modélisation des conséquences des prélèvements de biomasse forestière	133
5.2	Comparaison entre la structure des réseaux des différents traitements	137
5.3	Implications pour la gestion forestière	143
5.4	Utilisation de l'approche par traits dans les communautés multitrophiques	146
5.4.1	Utilisation des traits pour déterminer la niche fondamentale des espèces	146
5.4.2	Utilisation des traits pour déterminer la niche réalisée des espèces	148
5.4.3	Utilisation des traits pour déterminer le fonctionnement d'une communauté	148
5.5	Complémentarité entre les études multitrophiques théoriques et empiriques	149
5.6	Limites et perspectives	152
5.7	Conclusion	156
	ANNEXE A : GLOSSAIRE	157

ANNEXE B : ANNEXES DU CHAPITRE 2	158
ANNEXE C : ANNEXES DU CHAPITRE 3	165
BIBLIOGRAPHIE	206

LISTE DES ABBRÉVIATIONS

SLA : Surface leaf area

LDMC : Leaf dry matter content

LISTE DES TABLEAUX

Table 2.1	Description of traits (and proxies for other traits) used in the different models	32
Table 2.2	Cross-validation results for the carnivorous interactions (C) and the herbivorous-fungivorous-detritivorous interactions (HFD)	38
Table 3.1	Estimated parameters used in the model	67
Table 3.2	Description of traits (and proxies for other traits) used in the study . . .	69
Table 3.3	Variables explaining 80% of species effects on each component and on N	72
Table 3.4	Motifs showing how species can directly and indirectly affect other species	74
Table 3.5	Number of food webs in which the removal of the group led to the highest negative effect (min) and to the highest positive effect (max) on each components	76
Table 4.1	Traits or proxy of traits measured or documented from the literature . .	100
Table 5.1	Richesse spécifique, régularité fonctionnelle et nombre de liens pour chaque traitement	139

LISTE DES FIGURES

Figure 1.1	Relations analysées dans ce projet de doctorat	14
Figure 1.2	Plan des relations analysées dans chaque chapitre de ce doctorat	15
Figure 1.3	Carte du site expérimental	17
Figure 1.4	Placette de 70 x 70 m et position des mesures réalisées	20
Figure 2.1	Schematic representation of the analyses performed	34
Figure 2.2	Importance of traits to predict carnivorous and non-carnivorous interactions according to the Random Forest model	39
Figure 2.3	Procrustes representation of the correlation between the variables representing the functional structure and those reflecting network structure	41
Figure 2.4	Summary diagram showing observed relationships between functional diversity properties, network properties and traits mean and variance .	43
Figure 3.1	Diagram of flows and components considered in the model. Carbon flows are represented in green, nitrogen in red, and both in blue. Dotted arrows represent litter loss, respiration and leaching; dashed arrows represent excretion and plain arrows represent consumption or absorption.	63

Figure 3.2	Frequency distribution of species net effects on each of the five components	72
Figure 4.1	Diagram of the steps followed in this analysis.	103
Figure 4.2	Biplots of the RLQ of each taxonomic group.	109
Figure 4.3	Litter decomposition and temperature inside microcosms according to treatments and microcosm mesh sizes	111
Figure 4.4	Hypotheses verified by structural equation modeling	113
Figure 5.1	Résultats des simulations de coupes avec et sans changements des carnivores	136
Figure 5.2	Structure des réseaux trophiques dans les traitements considérés	138

CHAPITRE 1

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 La biomasse forestière

Les demandes en énergie renouvelable sont croissantes afin de diminuer l'utilisation d'énergie fossile. La biomasse forestière est un type de bioénergie convoitée, mais aussi controversée (Dagg et al., 2011 ; Mainville, 2011). Elle peut provenir soit des déchets industriels tels que ceux des papeteries, soit des résidus de coupes forestières. Lors des coupes traditionnelles, en forêt boréale, le tronc est la partie des arbres essentiellement utilisée ; les branches, feuilles, aiguilles et racines étant abandonnées sur les sites de coupe. De nombreux arbres non commercialisables sont également laissés sur les sites. 80% de la forêt canadienne est située en zone boréale, ce qui représente 270 millions d'hectares. La biomasse forestière résiduelle utilisable est ainsi estimée à environ 20 Tg/an (Yemshanov et al., 2014). La valorisation de ces déchets semble ainsi être une idée intéressante. De plus, le secteur forestier canadien connaît des difficultés financières ces dernières années (Kwiaton et al., 2014). La possibilité d'offrir un produit supplémentaire est donc d'autant plus alléchante. La bioénergie est un secteur en expansion telle que certaines industries souhaitent même utiliser des forêts uniquement dans un but de production de cette dernière. Cependant, les forêts sont déjà soumises à un stress intense occasionné par le climat froid (la température moyenne dans le site étudié est de 1,7 °C avec seulement 93 jours sans gel (Climate Ontario, 2011)), et par le sol pauvre et acide (sol sableux limoneux recouvert d'une couche d'humus de type mor). Les ressources forestières au Canada sont donc considérables, mais les impacts de l'utilisation intensive de biomasse sur les écosystèmes sont encore inconnus (Mainville, 2011).

Dans le but d'aménager les forêts de façon durable, les pratiques forestières reproduisant au mieux les perturbations naturelles sont encouragées. Dans les forêts boréales, la perturbation naturelle principale est le feu (Ressources-Naturelles-Canada, 2017). Ainsi, ces forêts sont principalement coupées à blanc, puis replantées (Keenan et Kimmins, 1993). Ces deux perturbations, par la suppression de la canopée, amènent à des changements des régimes lumineux et hydriques, ainsi que de la température (Keenan et Kimmins, 1993). Cependant, bien que des efforts soient faits, les pratiques sylvicoles sont encore loin d'imiter les feux pour différentes raisons décrites par McRae et al. (2001). Premièrement, les coupes forestières ne répliquent pas de façon adéquate la taille et la forme des surfaces brûlées. Deuxièmement, les cycles de feu ont été estimés en moyenne à 100, voire 200 ans (Bergeron et al., 2001), alors que les coupes forestières sont répétées tous les 40 ans, et au maximum 100 ans. Un feu de forêt crée une mosaïque d'écosystèmes dont chaque élément est composé d'arbres d'âges et d'espèces variés, à l'inverse d'une plantation équiennne traditionnelle. Troisièmement, les pratiques sylvicoles sont effectuées à l'aide de machinerie lourde qui compacte le sol (Greacen et Sands, 1980; Froehlich et McNabb, 1983). De plus, des tranchées sont couramment créées préalablement à la plantation pour favoriser la croissance des plantules (Schmidt et al., 1996; Jeglum, 2003). Cette préparation du sol nécessite des coupes par arbres entiers (tronc et branches). Lors de ces coupes, les résidus sont entassés à l'extérieur de la parcelle, ou emportés dans un but de revalorisation. Ainsi, les forêts exploitées par arbres entiers présentent une très faible quantité de bois mort au sol et en chandelle (de 0 à 25 par hectare), à l'inverse des forêts originaires de feux qui consomment en moyenne uniquement 25 % de la biomasse vivante (Auclair et Carter, 1993), permettant ainsi la présence de nombreux arbres en chandelles (138 à 1115 par hectare) (Freedman et al., 1996). La coupe par arbres entiers est la plus couramment utilisée au Canada, à l'exception des provinces de l'Alberta, Terre-Neuve et Colombie-Britannique (Pulkki, 2014). L'exploitation systématique des forêts par arbres entiers dans le but d'utilisation de la biomasse forestière pourrait avoir des conséquences non comparables aux perturbations naturelles.

Les perturbations du sol, et les retraits de débris ligneux, engendrés par les coupes par arbres entiers, engendrent d'importantes modifications du fonctionnement du sol. Le passage des ma-

chines diminue la taille des macro-pores du sol, la conductivité hydraulique, et augmente les productions de méthane (Greacen et Sands, 1980; Froehlich et McNabb, 1983; Frey et al., 2011). La préparation du sol diminue la disponibilité en azote et phosphore, mais parfois augmente le pH et les bases échangeables. Ces changements sont attribués au mélange des couches superficielles du sol, et à l'augmentation de la température, qui favorise la minéralisation (Schmidt et al., 1996). La récolte des résidus de coupe supprime un apport régulier en nutriment sur le moyen terme (phosphore, potassium, calcium, magnésium), provenant de la décomposition de cette matière (Worrell et Hampson, 1997; Thiffault et al., 2011). Il est cependant important de noter que les effets des coupes sur la productivité des sites sont dépendants de la productivité initiale, et de la situation géographique des sites (Worrell et Hampson, 1997; Thiffault et al., 2011). Les résidus de coupe permettent également de maintenir l'ombrage et l'humidité du sol, ainsi qu'une température plus constante. Les coupes par arbres entiers pourraient donc avoir des effets considérables sur le fonctionnement du sol, sur le court comme sur le long terme.

Les effets des pratiques sylvicoles sur la biodiversité sont divers, et varient selon le nombre d'années suivant la coupe. Nous nous intéressons aux réponses de la végétation, et des organismes du sol, car ils affectent le cycle des nutriments, et donc la productivité des arbres (Wardle et al., 2004; Bardgett et Wardle, 2010). Au niveau de la végétation, les éricacées seraient plutôt favorisées par rapport aux poacées dans les traitements où une plus grande quantité de biomasse forestière est retirée (Olsson et Staaf, 1995). Work et al. (2013) n'ont pas remarqué de différences significatives dans la composition des Staphylinidae, et Carabidae entre les traitements "arbres entiers" et "tronc seulement", un an après la coupe. Les araignées, quant à elles, sont fortement dépendantes de la quantité, et du type de débris ligneux (Varady-Szabo et Buddle, 2006; Castro et Wise, 2009; 2010). Bird et Chatarpaul (1986); Battigelli et al. (2004); Lindo et Visser (2004) ont remarqué un changement dans les abondances relatives des micro arthropodes entre les coupes par arbres entiers, et les coupes par tronc seulement. Le retrait des débris forestiers après coupes affecte négativement à court terme l'abondance des Nématodes, des Rotifères, des Tardigrades (Sohlenius, 1982) et des Enchytraeides (Lundkvist, 1983).

Les champignons sont particulièrement affectés par la baisse des débris et le compactage, par rapport aux bactéries (Nordén et al., 2004 ; Hartmann et al., 2012 ; Toivanen et al., 2012). Différents taxons sont donc touchés par les coupes forestières, cependant les conséquences d'un changement dans la structure des communautés sont inconnus.

En conclusion, on observe un grand attrait pour l'exploitation de la biomasse forestière dans des objectifs environnementaux et économiques. Au Canada, les superficies forestières exploitables sont considérables. Cependant, malgré une volonté d'aménager durablement les forêts, les pratiques sylvicoles utilisées ne reproduisent pas adéquatement les perturbations naturelles. Les retraits de biomasse forestière intensifient ces pratiques, et affectent différentes espèces animales et végétales. Il reste néanmoins de nombreux questionnements sur les effets à long terme de ces pratiques sur le fonctionnement des écosystèmes.

1.2 Fonctionnement des communautés du sol

La productivité des écosystèmes dépend du recyclage de la matière, permis grâce à la décomposition de la litière par les organismes du sol (Bradford et al., 2002 ; Bardgett et Wardle, 2010). Au cours de ce processus, la litière est transformée en humus (humification), et les nutriments présents dans la litière sont libérés (minéralisation), ou immobilisés par les organismes (immobilisation). Les taux de décomposition dépendent en grande partie de la qualité de la litière, déterminée par sa composition chimique. Les litières ayant un faible ratio carbone/azote (C :N), et de faibles concentrations en élément récalcitrant comme la lignine, la cellulose, et les tanins, ont tendance à se décomposer plus rapidement (Horner et al., 1988 ; Cornelissen et Thompson, 1997). La majorité de l'altération chimique des détritux, et de la minéralisation est le résultat de l'action des microbes (Persson, 1989 ; de Ruiter et al., 1993). Les microbes sont composés de champignons et de bactéries. L'activité de ces derniers est fortement influencée par les conditions environnementales telles que la température et l'humidité (Fierer et al., 2005 ; Schimel et al., 1999 ; Wan et al., 2007 ; Butenschoen et al., 2011). Les études utilisant des microcosmes

excluant les organismes selon leur taille corporelle grâce à différentes tailles de maille ont aussi montré la contribution significative de la faune dans la décomposition (Hättenschwiler et Gasser, 2005 ; De Oliveira et al., 2010 ; Naeem et al., 2000 ; Laganière et al., 2009 ; Reiss et al., 2011 ; Filser, 2002 ; Neher et al., 2012 ; Rouifed et al., 2010). Ces organismes stimulent l'activité microbienne en fragmentant les détritits, augmentant ainsi la surface des détritits accessible aux microbes. Le passage des microbes dans le tube digestif de certaines espèces les stimule, et leur permet de se disperser (Bardgett et al., 1993 ; Teuben et Roelofsma, 1990 ; Filser, 2002 ; Bardgett, 2005). Et enfin, l'urée rejetée par la faune contribue à la minéralisation. Certaines espèces sont aussi qualifiées d'ingénieurs, car elles façonnent le sol. Par exemple, les annélides mélangent les différentes couches du sol et permettent son aération. La pédofaune est d'une telle diversité (Wardle, 2006) qu'elle est habituellement classée par taille corporelle. On distingue la micro faune (p. ex. protozoaires et Nématodes), la mésofaune (p. ex. Collemboles et acariens), et la macrofaune (p. ex. Insectes, araignées, Diplopodes, Gastéropodes). Plusieurs études ont exploré les relations entre richesse spécifique des plantes ou des détritivores, et la décomposition (Srivastava et al., 2009 ; Gessner et al., 2010a). La décomposition de la litière est la plus efficace quand la diversité des décomposeurs et des plantes est maximale, en particulier lorsque certaines espèces clé sont présentes, telles que les enchytraeids (Huhta et al., 1998 ; Milcu et al., 2006 ; Eisenhauer et al., 2011). La correspondance entre les plantes et décomposeurs détermine également les taux de décomposition (Naeem et al., 2000 ; Wardle, 2006 ; Bardgett et Wardle, 2010 ; Eisenhauer, 2011 ; Handa et al., 2014 ; Hedde et al., 2010 ; Hättenschwiler et Gasser, 2005). Pour finir, le rôle des carnivores dans les sols est encore peu connu, mais ils pourraient être essentiels pour la régulation des décomposeurs, et potentiellement pour les processus de décomposition. La décomposition de la litière est donc le résultat de l'action de diverses espèces et de leurs interactions. Afin de comprendre comment les changements environnementaux affectent le fonctionnement du sol, il est donc important d'étudier l'ensemble de la communauté (Raffaelli et al., 2002 ; Tyljanakis et al., 2008 ; Ritchie et Johnson, 2009 ; Fraser et al., 2015 ; Brose et Hillebrand, 2016).

Malgré leur rôle essentiel, le fonctionnement des communautés du sol est encore très peu connu (Bradford et al., 2002 ; Bardgett, 2005). Nous sommes actuellement incapables de prévoir précisément les conséquences des changements environnementaux et des extinctions d'espèces sur le fonctionnement des sols (Filser, 2002 ; Hunt et Wall, 2002). En plus de la difficulté d'observer ces organismes de petite taille, la grande diversité des espèces et des interactions rend difficile l'étude des communautés du sol (de Ruiter et al., 1993 ; Moore et al., 1988 ; Hunt et al., 1987). Plusieurs espèces sont encore inconnues, et en particulier, les plus petites espèces (nématodes, micro organismes). Leur régime alimentaire, et leurs interactions avec les autres espèces ne sont que pauvrement documentés. Ces dernières années, l'intérêt pour les communautés du sol est en expansion, et la documentation des interactions s'améliore (Brose et Scheu, 2014 ; Moretti et al., 2017). Wardle (2006) et Digel et al. (2014) ont relevé plusieurs caractéristiques rendant le fonctionnement des réseaux trophiques du sol particulier. La physiologie des invertébrés, êtres vivants dominants dans les sols, et la structure du sol favorisent les stratégies de recherche de nourriture non sélectives, par affût, et les rencontres entre individus aléatoires. Autrement dit, de nombreuses espèces se nourrissent de tout ce qui passe sous leurs dents. Les espèces généralistes et cannibales sont donc abondantes, rendant la caractérisation des réseaux du sol difficile. En effet, les réseaux trophiques sont généralement vus comme des pyramides où la matière transite de bas en haut. Dans les sols, de nombreuses boucles de rétroaction, et des flux descendants en direction des détritits sont observés. La forme pyramidale et les concepts de niveau trophique traditionnels ne conviennent donc pas (Polis et Holt, 1992 ; Thébaud et Loreau, 2006 ; Ings et al., 2009). Les effets indirects sont amplifiés dans les sols par le fait que les communautés sont basées en grande partie sur les détritits. En effet, en consommant les détritits, les détritivores libèrent les nutriments nécessaires aux plantes. La composition chimique des plantes varie en fonction des nutriments disponibles, et en conséquence celle de la litière également. Les réseaux trophiques du sol étant basés principalement sur les détritits, la dynamique des populations est souvent plutôt régulée par la ressource. Cette propriété, associée à l'opportunisme des espèces, mène à une faible compétition entre les espèces permettant ainsi une grande diversité.

En résumé, les processus de décomposition déterminent en grande partie la productivité des écosystèmes. Ils résultent des interactions entre organismes d'une incroyable variété. Les caractéristiques particulières des communautés du sol rendent leurs études difficiles. Ces dernières années, le développement de nouvelles approches facilite la réalisation d'études multitrophiques essentielles à la compréhension des impacts des perturbations sur les organismes du sol et la décomposition.

1.3 L'approche par traits

Afin de faciliter les études multitrophiques, l'approche par traits peut être utilisée. Un trait est une caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique mesurable sur un individu, au niveau de la cellule à l'organisme entier, sans référence à l'environnement ou tout autre niveau d'organisation (Violle et al., 2007). L'approche par traits a été principalement appliquée en écologie végétale. Les traits ont permis de saisir les interactions entre espèces végétales ainsi qu'entre les espèces et leur environnement (Hooper et al., 2002; McGill et al., 2006; Cadotte et al., 2009; Cardinale et al., 2012). Un trait peut être lié à une fonction comme le LDMC (leaf dry matter content) qui affecte les taux de décomposition (Cortez et al., 2007). Différents indices de mesure de la diversité fonctionnelle ont été développés afin de capturer la complémentarité ou la redondance fonctionnelle entre les espèces. Certains mettent l'accent sur la variance des valeurs de traits, comme l'indice de Rao (Rao, 1982) et l'indice de diversité fonctionnelle (Petchey et Gaston, 2002), et d'autres sur la moyenne (Community weighted mean, CWM) (Garnier et al., 2004). Villéger et al. (2008) se sont basés sur le concept de niche multidimensionnelle (Hutchinson, 1957), et les analyses multivariées afin de calculer des indices représentant la divergence, la dissimilarité, la richesse, et la régularité fonctionnelle. Tilman et al. (1997b); Cadotte et al. (2009); Minden et Kleyer (2011) et Gagic et al. (2015) ont montré que la diversité et l'identité des traits expliquaient mieux l'efficacité de certaines fonctions de l'écosystème que la richesse spécifique. Par exemple, la compétition pour les

ressources entre les espèces composant une communauté devrait augmenter si les valeurs de leurs traits sont similaires (MacArthur et Levins, 1967 ; Tilman et al., 1997a ; Loreau et Hector, 2001 ; Kunstler et al., 2016). L'approche par traits a donc offert un moyen de mieux comprendre les mécanismes d'assemblage des espèces végétales, et leurs effets sur le fonctionnement des écosystèmes.

Ces résultats ont suscité l'intérêt des écologistes à appliquer cette approche sur les animaux (Pey et al., 2014). Par exemple, la présence d'ailes chez les Coléoptères est fortement corrélée à leur capacité de dispersion, et donc à leur habitat (Driscoll et Weir, 2005 ; Gobbi et al., 2007). Moretti et Legg (2009) et Aubin et al. (2013) ont relevé des similarités entre les réponses fonctionnelles de différents groupes taxonomiques à des perturbations. Pour aller plus loin, Suding et al. (2008) et Lavorel (2013) ont introduit les concepts de traits d'effet et traits de réponse. Ceux-ci ont pour but de révéler comment les espèces répondent à l'environnement et aux autres espèces, et comment elles les affectent en retour. En se basant sur ces concepts, Moretti et al. (2013) ; Ibanez et al. (2013) et Deraison et al. (2015) ont montré que la productivité primaire dépendait des traits d'effet de la végétation et des sauterelles, qui eux même présentaient des traits de réponses aux opérations agricoles. Comme énoncé précédemment, la décomposition de la litière dépend de la diversité, et de l'identité de la végétation et des détritivores. Gessner et al. (2010b) ; Heemsbergen et al. (2004) ; Lavorel (2013) ; Grigulis et al. (2013) démontrent que c'est plus précisément la dissimilarité entre les traits des décomposeurs, et des plantes, qui est un facteur déterminant dans la décomposition. De plus, Milcu et al. (2006) ont montré que les effets de la diversité fonctionnelle des plantes sur les Collembolles varient selon les réponses des lombrics. Cependant, les effets significatifs de l'identité d'espèces particulières ont également été relevés (Huhta et al., 1998). Et enfin, (Laakso et Setälä, 1999) remarquent que les communautés pédologiques possèdent une grande redondance fonctionnelle. En conséquence, de nombreuses questions au sujet de l'identité des traits déterminant une espèce clé de voûte, des traits qui déterminent une redondance, ou une complémentarité fonctionnelle, et des traits qui déterminent une correspondance entre les détritus et les détritivores, restent encore à explorer (Cardinale et al., 2012). L'utilisation de l'approche par traits chez les animaux peut donc

permettre de mieux comprendre les assemblages d'espèces qui amènent à l'efficacité maximale des fonctions de l'écosystème.

L'application de l'approche par traits en écologie animale rencontre cependant quelques difficultés. Les animaux ont des traits et des fonctions plus diverses, et plus complexes que le règne végétal (Polis et al., 1997; Aubin et al., 2013; Gravel et al., 2016; Moretti et al., 2017). Premièrement, la diversité des formes de vie, allant de minuscules nématodes à de très gros mammifères, rend difficile le choix de traits universels relatifs à des fonctions, qui permettraient de comparer l'ensemble des espèces (Ibanez et al., 2013; Bílá et al., 2014). Deuxièmement, il est difficile de déterminer des traits relatifs au comportement des animaux qui peut représenter des fonctions particulières (p. ex. une fourmi peut avoir des traits morphologiques similaires à une autre espèce solitaire, mais ses fonctions sont différentes par son grégarisme). Et troisièmement, les valeurs de traits chez les animaux peuvent changer drastiquement au cours de l'ontogénie. Le nombre croissant des études utilisant les traits des animaux ces dernières années ont tout de même montré des résultats convaincants (Gravel et al., 2016). L'augmentation des connaissances sur l'écologie fonctionnelle permettrait de trouver les solutions aux problèmes résultant de la diversité des formes animales. Cependant, des méthodes nouvelles sont nécessaires, afin d'utiliser les traits sur des communautés multitrophiques.

L'approche par traits est donc une méthode efficace pour saisir les interactions entre les espèces, et entre les espèces et leur environnement. La grande diversité des organismes du sol peut être simplifiée en regroupant les espèces qui possèdent les mêmes valeurs de traits, et donc les mêmes fonctions. Cette approche peut également nous permettre de mieux comprendre les assemblages d'espèces qui permettent une décomposition de la litière optimale. Elle nous permettrait notamment de savoir quels sont les traits essentiels à la détermination des espèces clé dans ce processus, et donc d'orienter les efforts de conservation. Cependant, l'approche par traits n'a pas encore été utilisée avec des communautés multitrophiques complètes.

1.4 L'approche par réseaux

L'approche par réseaux est efficace pour étudier les communautés composées d'un grand nombre d'espèces. Elle permet de comprendre le fonctionnement global d'une communauté au lieu de l'étudier espèce par espèce. Un réseau trophique est composé d'espèces (les nœuds) et d'interactions (les liens). La première étape à effectuer pour utiliser l'approche par réseau est donc de construire celui-ci. Cependant, nous rencontrons des difficultés à définir les régimes alimentaires des organismes du sol, et donc leurs interactions (Gravel et al., 2016). Les interactions sont habituellement établies grâce à l'analyse de contenus stomacaux, les observations de prédation, les connaissances d'experts, ou les marqueurs isotopiques (Brose et Scheu, 2014). Ces travaux sont très utiles, mais demandent beaucoup de temps, et ne peuvent donc pas être utilisés sur un très grand nombre d'espèces. Quelques études ont donc cherché à utiliser les traits comme approche mécaniste afin d'estimer les probabilités d'interactions entre espèces (Eklöf et al., 2013; Gravel et al., 2013; Spitz et al., 2014; Krasnov et al., 2016). Ces études sont toutes basées sur le concept de "trait-matching" (Rezende et al., 2007; Morales-Castilla et al., 2015; Gravel et al., 2016). C'est-à-dire qu'une interaction ne peut être possible que si les traits du consommateur (traits d'alimentation) correspondent aux traits de la ressource (traits de vulnérabilité). Basés sur les relations allométriques entre consommateurs et ressources révélées par Peters (1983), Gravel et al. (2013) et Digel et al. (2011) ont mis en évidence que la taille corporelle était le trait le plus important dans la prédiction des interactions entre les poissons, et les invertébrés du sol, respectivement. Ibanez et al. (2013); Brousseau et al. (2018) et Bartomeus et al. (2016) ont montré que les traits des mandibules des détritivores, et des herbivores déterminent les types de litière, et de plante qu'ils sont capables de consommer. L'étude des réseaux écologiques a permis de révéler certains mécanismes expliquant le fonctionnement des communautés. La distribution des interactions, le nombre, et les propriétés des espèces peuvent être reliés à la productivité, et la stabilité des réseaux. Par exemple, Eklöf et Ebenman (2006) ont montré que les réseaux trophiques présentant une plus grande connectance (nombre de liens observés par rapport au nombre de liens possibles) étaient moins susceptibles

aux extinctions secondaires. De plus, Albouy et al. (2014) ont montré comment un changement dans la distribution des tailles corporelles des poissons, dû aux changements climatiques, affecterait la structure des réseaux. Si, comme nous supposons, les traits des espèces déterminent les interactions, alors la composition des traits d'une communauté détermine la structure du réseau, et donc son fonctionnement (Gravel et al., 2016).

L'utilisation des réseaux permet de mieux saisir les effets indirects observés dans les communautés. On parle d'effets indirects lorsque l'abondance d'une espèce affecte celle d'une autre, par l'intermédiaire d'une autre espèce ou processus (Montoya et al., 2009). Une espèce est connectée à une autre lorsqu'elles interagissent directement, tels une proie et son prédateur. Un changement environnemental peut avoir des effets indirects sur une espèce en modifiant les autres espèces, qui elles, interagissent avec l'espèce en question (Werner et Peacor, 2003). Par exemple, si l'habitat des proies d'une espèce est détruit, l'espèce en question ne répondra pas directement à la perturbation, mais à la perte de ses proies. Une modification localisée de la communauté peut alors avoir des répercussions inattendues sur l'ensemble des espèces. Ces effets indirects peuvent provoquer des cascades trophiques (Pace et al., 1999). Des effets en cascade ont été observés par Hawes et al. (2003) et Bohan et al. (2005) dans leur étude où un changement de la composition végétale a affecté l'abondance et la composition des herbivores, détritivores, carnivores et parasites. En sens inverse, Ripple et Beschta (2012) ont mis en évidence comment la réintroduction du loup dans le parc de Yellowstone a affecté le système dans son ensemble, dont la dynamique forestière. Ces changements peuvent se répercuter, à terme, sur les fonctions de l'écosystème. Par exemple, Schmitz (2008) a montré l'impact que peut avoir le changement d'un prédateur sur les taux de minéralisation, à travers leur effet sur le comportement des herbivores, puis sur les espèces végétales. À l'échelle de la communauté, deux principaux mécanismes de régulation ont été distingués, "top-down" et "bottom-up" (Boyce et Anderson, 1999). On parle de régulation "top-down" lorsque les consommateurs régulent la biomasse de leur ressource, et régulation "bottom-up" quand les ressources déterminent la biomasse des consommateurs. En général, les deux régulations agissent simultanément, mais l'une est plus importante que l'autre (Wright et al., 2006 ; Elmhagen et Rushton,

2007). Il est intéressant de savoir quelle régulation domine dans une communauté afin de prédire les conséquences d'une perte d'espèces.

Afin de comprendre comment les espèces agissent les unes sur les autres, des études utilisant des microcosmes ou des modèles théoriques ont été réalisées. Par exemple, Schneider et Maraun (2009) ont fait varier l'abondance de prédateurs dans des microcosmes, afin d'estimer leurs effets sur les autres micro arthropodes présents. Ces travaux sont toutefois impossibles à effectuer sur un grand nombre d'espèces et/ou d'individus. C'est pourquoi plusieurs études ont utilisé des modèles dynamiques afin de simuler la dynamique d'espèces. Les simulations ont l'avantage d'être rapidement réalisées et les variables réponses, telles que le nombre d'extinction et la minéralisation, sont simples à mesurer (Duffy et al., 2007 ; Gravel et al., 2016). La simulation de la dynamique des espèces composant un réseau trophique se base sur le calcul des flux de matière relatifs à la consommation entre paires d'espèces. D'autres flux peuvent être calculés tels que les pertes dues à l'excrétion, la respiration ou encore l'émigration. Quelques modèles ont été développés pour estimer le rôle de différents groupes taxonomiques dans la minéralisation de l'azote (Hunt et al., 1987 ; de Ruiter et al., 1993 ; Hunt et Wall, 2002). Ces modèles ont permis de mieux déterminer la contribution de la faune dans la minéralisation. Cependant, ils ont été utilisés sur des réseaux dans lesquels les espèces étaient regroupées en grands groupes taxonomiques, et négligeaient certains mécanismes clé de la dynamique des populations du sol. Des modèles dynamiques plus précis sont donc nécessaires afin de déterminer plus rigoureusement la contribution des espèces aux processus de décomposition.

L'approche par réseaux semble donc être un bon moyen pour révéler les effets directs et indirects entre espèces. Les réseaux, et la modélisation de la dynamique des communautés nous permettraient de comprendre plus amplement le fonctionnement des communautés du sol.

1.5 Objectifs

L'objectif de ce doctorat était de mieux comprendre le fonctionnement des communautés du sol, à l'aide de l'approche par traits et par réseaux, afin de pouvoir estimer les impacts des retraits de biomasse forestière sur la biodiversité des sols à court terme.

Les pratiques sylvicoles modifient la composition des communautés du sol, et potentiellement les traits des espèces. Les traits des espèces reflètent théoriquement leurs fonctions. Une des fonctions principales des organismes du sol est de réaliser les processus de décomposition de la litière. Un changement de la composition fonctionnelle des communautés du sol pourrait donc perturber la décomposition, et à terme la productivité du sol. De plus, un changement de la composition spécifique et fonctionnelle de ces communautés devrait modifier la structure de leur réseau trophique. Nous savons que la structure des réseaux influence leur fonctionnement. Cependant, nous ne savons pas si les valeurs de traits des espèces animales déterminent l'importance d'une espèce dans les processus de décomposition. Nous ne connaissons pas non plus les relations entre identité et diversité des traits, et structure du réseau. Le travail empirique de ce doctorat nous permet donc de décrire la réponse fonctionnelle des espèces à la coupe forestière. Un travail théorique est nécessaire afin de comprendre comment un changement dans la composition des traits peut affecter la structure, et le fonctionnement des communautés. Enfin, le rassemblement du travail théorique et empirique permettra de comprendre comment les pratiques forestières peuvent affecter les espèces, et les processus de décomposition, en modifiant la composition fonctionnelle des communautés du sol (figure 1.1). La décomposition de la litière déterminant la productivité des sols à long terme, nos résultats basés sur des travaux empiriques et théoriques seront essentiels à la gestion durable des forêts.

Ce doctorat a été réalisé en 3 chapitres, illustrés par la figure 1.2. Dans le premier chapitre, nous avons cherché à comprendre comment les traits influencent la structure des réseaux trophiques des sols. Plus précisément, nous avons identifié les traits qui déterminent les interactions entre organismes du sol et certaines propriétés des réseaux. Au cours du deuxième chapitre, je dé-

montre comment les traits déterminent le rôle des espèces dans le fonctionnement du réseau. Nous avons évalué l'effet du retrait de différentes espèces sur la biomasse des autres espèces et sur l'azote inorganique. Dans le troisième chapitre, nous avons développé une approche basée sur les analyses de piste, et les traits, afin de réaliser une étude multitrophique. Cette étude cherchait à révéler les effets directs et indirects de l'intensité des pratiques sylvicoles sur les traits des organismes du sol, et la décomposition de la litière.

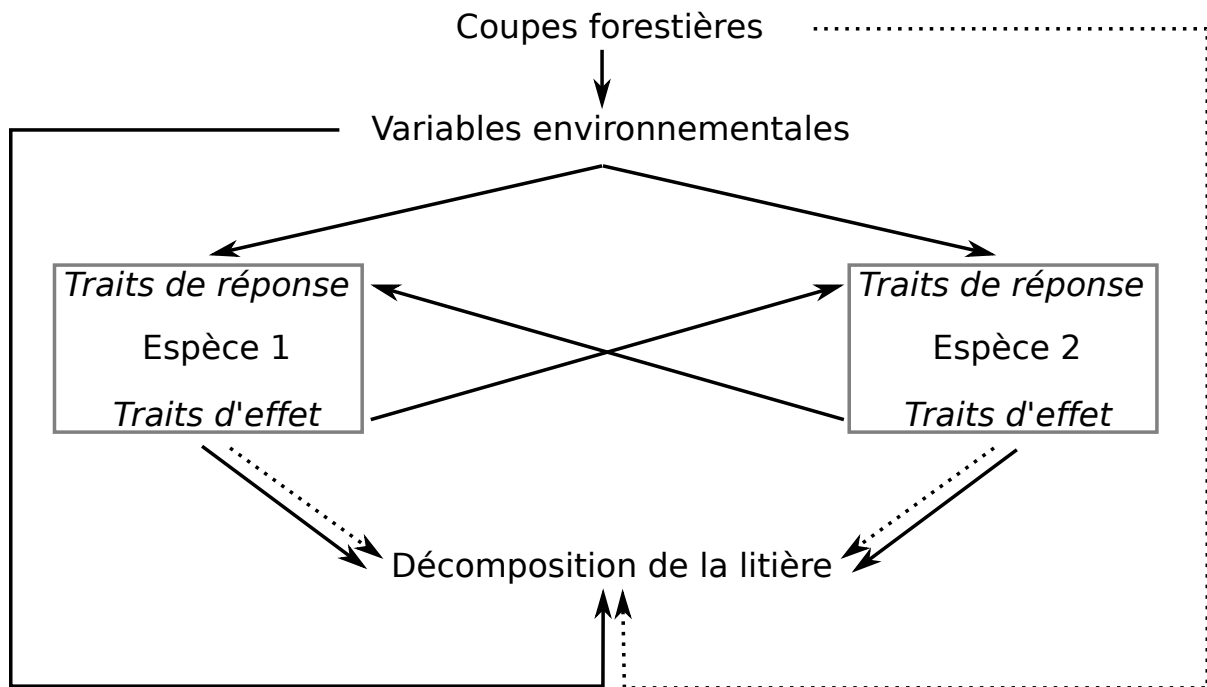


Figure 1.1 – Relations analysées dans ce projet de doctorat. Les coupes forestières affectent certaines variables environnementales qui affectent les traits des espèces et la décomposition de la litière. Les réponses des espèces s'influencent les unes aux autres à cause d'une modification de leurs traits. Les variables environnementales, et les espèces ont donc des effets indirects sur la décomposition de la litière. Les effets directs sont représentés par des flèches pleines et les effets indirects, par des flèches en pointillés.

En conclusion de ce doctorat, en utilisant les résultats des chapitres 1 et 2, je cherche à expliquer les résultats du chapitre 3. Plus précisément, je présente comment un changement de la composition fonctionnelle des communautés peut affecter le fonctionnement des écosystèmes forestiers à la suite des perturbations.

Chapitre 3

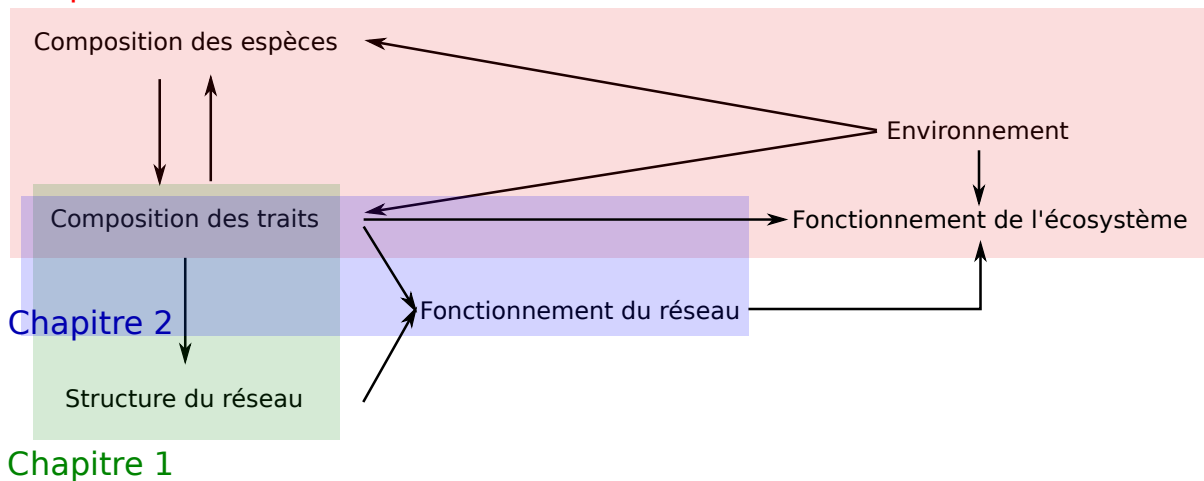


Figure 1.2 – Plan des relations analysées dans chaque chapitre de ce doctorat. Dans le premier chapitre, nous testons si la composition des traits d’une communauté affecte la structure de son réseau trophique. Dans le chapitre 2, nous étudions les relations entre composition fonctionnelle et fonctionnement du réseau. Et enfin, dans le chapitre 3 nous analysons comment un changement environnemental affecte la composition fonctionnelle des communautés et le fonctionnement de l’écosystème.

1.6 Méthodes

Ce projet de doctorat s’inscrit dans un projet de plus grande ampleur consistant à évaluer les impacts des prélèvements de biomasse forestière sur le fonctionnement des écosystèmes. Mon rôle dans ce projet était d’intégrer les travaux des collaborateurs analysant les réponses à court terme des différents groupes taxonomiques, généralement étudiés séparément, afin de réaliser une étude multitrophique. Le projet est basé sur un site expérimental en Ontario qui sera présenté dans un premier temps, les inventaires réalisés, et l’expérience de décomposition de la

litière seront également détaillés. Dans un deuxième temps, je présenterai la méthodologie des études théoriques, et la façon dont ce travail a été intégré au travail empirique.

1.6.1 Présentation du site expérimental d'Island Lake

Le site expérimental d'Island Lake (Island Lake Biomass Harvest Experiment) est situé près de la ville de Chapleau, en Ontario ($47^{\circ}50'N$, $83^{\circ}24'W$). Les précipitations moyennes dans cette zone sont de 797 mm, dont 277 cm sous forme de neige. La température moyenne annuelle est de $1,7^{\circ}C$, et les moyennes des températures minimums sont de $-22^{\circ}C$ et des températures maximums de $23,4^{\circ}C$ (Environment Canada, 2013). La saison de croissance commence début juin et finit début septembre. La forêt de ce site est exploitée depuis 1959. Du pin gris a été replanté en 1962 après préparation du sol par scarification. Cependant, les arbres ne respectaient pas les normes pour l'utilisation commerciale. L'OMNR (Ontario Ministry of Natural Resources) a donc placé ce site comme site expérimental sur les prélèvements de biomasse forestière, à la demande d'industries forestières (Tembec) (Kwiaton et al., 2014). En 2010, la forêt a été coupée selon quatre traitements sylvicoles. Des placettes de 70x70 m sont différenciées selon la quantité de biomasse prélevée : tronc seulement (T), arbres entiers (tronc+branches, F), arbres entiers avec dessouchage (tronc+branches+racines, S), scarifié (totalité de la matière organique, B). Les traitements T,F et S sont utilisés par les forestiers au Canada, mais pas le traitement B. Ce traitement a été effectué afin d'avoir un traitement extrême affectant certainement les variables mesurées. Les traitements étant répliqués cinq fois, le site est constitué de cinq blocs composés de quatre placettes (figure 1.3).

Les cinq placettes de contrôle (C) sont situées aux abords de la coupe expérimentale, dans la forêt non coupée. Ces placettes n'ont pas été réalisées dans les mêmes blocs que les placettes coupées pour minimiser l'effet de bordure. A la suite de la coupe, les sols ont été préparés à l'aide de scarificateurs à disques créant des tranchées. Les résidus de coupe étaient entassés parallèlement aux tranchées. Les placettes étaient donc divisées régulièrement en bandes de 80

cm à 1,50 m de sol non perturbé, alternant tranchée et résidus de coupe. Dans le traitement B, la totalité de la matière organique étant enlevée, seulement du sol minéral était apparent, et les résidus étaient entassés autour de la placette. En 2011, chaque placette a été plantée en pin gris (*Pinus banksiana*), et en épinette noire (*Picea mariana*), sur la partie nord, et sud de chaque placette, respectivement. De l'herbicide (glyphosate, 4 L/ha) a été appliqué sur la moitié ouest de chaque placette coupée (figure 1.4). Chaque placette était donc divisée en quatre sous-placettes. Le site expérimental permet alors de tester différentes modalités de prélèvements de biomasse forestière, et de gestion de végétation (Kwiaton et al., 2014)). Étant donné le faible âge des arbres plantés, nous n'avons pas pris en compte leurs effets potentiels.

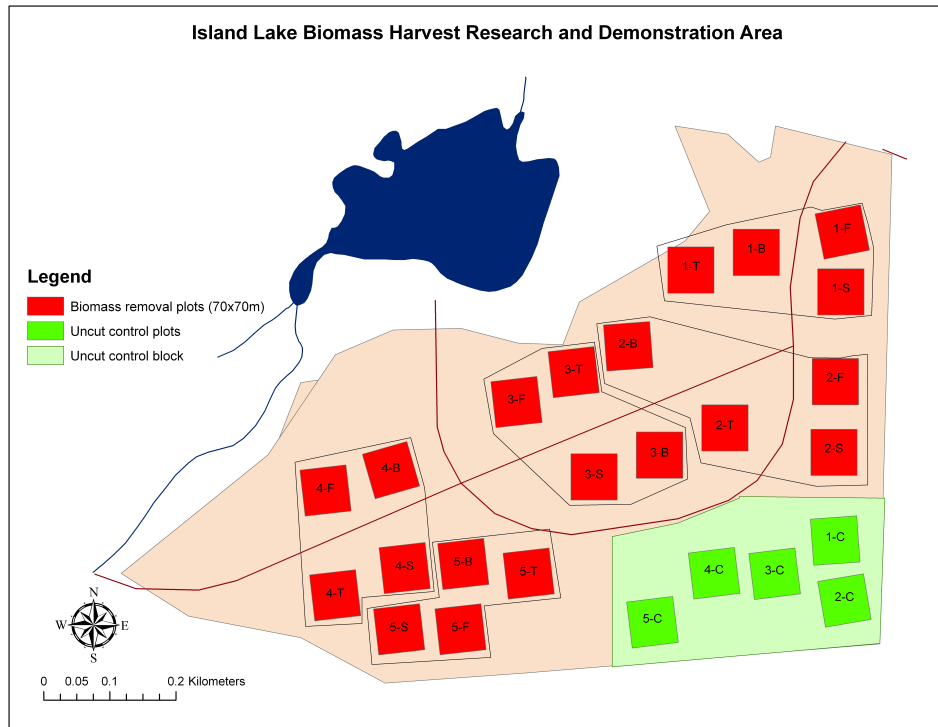


Figure 1.3 – Carte du site expérimental. Les carrés rouges délimitent les traitements utilisés sur chaque placette (T,F,S,B), et les carrés verts, les placettes de contrôle (C).

1.6.2 Inventaires

Sur chacune des placettes, un travail d'inventaire minutieux a été mené avec différents collaborateurs pour : i) la macrofaune (Staphylinidae, Caribidae, Araneae, Diplopoda, Gastropoda), ii) la mésofaune (Oribatida et Collembola), iii) la microfaune (Nematoda), iv) les microbes, v) la végétation (figure 1.4). Comme nous n'utilisons pas directement les données de microfaune et microbes, les méthodes d'inventaire ne seront pas présentées.

Macrofaune : Les Staphylins (Coleoptera : Staphylinidae), Carabes (Coleoptera : Carabidae), Araignées (Arachnida : Araneae), Diplopodes (Diplopoda) et Gastéropodes (Gastropoda) ont été inventoriés à l'aide de piège-fosses. Deux pièges étaient placés dans chacune des sous-placettes du 15 mai au 19 août 2013. Ils étaient vidés toutes les deux semaines, et les individus collectés étaient triés en cinq groupes, énumérés ci-dessus, au Service Canadien des Forêts de Sault-Ste-Marie (Ontario). Pour plus de détails, voir Venier et al. (2017). Les traits des Araignées et Carabes ont été documentés à l'aide de la base de données CRITTER (Handa et al., 2017), ceux des Staphylins à partir de Klimaszewski et al. (2013) et Stefani et al. (2016).

Mésofaune : Les Collembolles (Collembola) et Oribates (Arachnida : Oribatida) étaient collectés, en juin et août 2013, et mai 2014. Les dix premiers centimètres de litière, et de sol étaient échantillonnés avec des tubes de PVC de 5 cm de diamètre. Dans les placettes de contrôle, 10 cm² de mousse étaient aussi collectés. Les échantillons de sol, et de mousse étaient placés dans des appareils de Berlèse pendant six jours afin d'en extraire la faune. Les traits des espèces ont été mesurés sur les individus collectés comme décrit par Rousseau et al. (*in prep*).

Végétation : Nous avons inventorié la végétation vasculaire et invasculaire à l'aide de sept transects parallèles de 8 m de longueur et espacés de 1 m. Ces transects étaient placés au centre de chaque sous-placette afin d'éviter le piétinement dû aux autres prises de mesure. Tous les mètres, le long des transects, les espèces incluses dans un cercle de 15 cm de diamètre étaient inventoriées. Nous avons utilisé la base de données TOPIC (Traits of Plants in Canada, Aubin

et al. (2012)) afin de documenter les traits des espèces. Le LDMC (leaf dry matter content) a été mesuré en juillet 2013 selon Cornelissen et al. (2003).

Variables environnementales : Sur chacune des parcelles, nous avons mesuré la température quotidienne du sol, au cours de la saison de croissance (Webster et al., 2016). À l'aide de carottes de sol, nous avons estimé l'épaisseur de la couche organique, le pourcentage d'humidité, la densité apparente, et le pH du sol. La teneur en différents nutriments et la capacité d'échange cationique étaient également mesurées afin de calculer un indice de fertilité du sol (Rousseau et al., 2018). À l'aide de quadrat, les masses de gros bois récent ($> 1\text{cm}$), décomposé, et de débris fins ($\leq 1\text{cm}$) étaient estimées (Kwiaton et al., 2014). Et enfin, nous avons estimé le pourcentage de couverture de sol minéral et de mousse, de la même façon que la végétation, et sur les mêmes transects.

1.6.3 Expérience de décomposition de la litière

Dans les traitements par arbres entiers (F), scarifié (B) et le contrôle (C), les taux de décomposition de la litière de *Prunus pensylvanica* étaient mesurés de mai à octobre 2014. Cette espèce était choisie, car elle était présente sur tous les traitements, avec une abondance totale sur le site supérieure à 80%. Nous avons utilisé des microcosmes dont les côtés étaient constitués de mailles de nylon de différentes tailles. La base et le dessus des microcosmes étaient recouverts par des mailles de 0,05 mm afin de permettre l'entrée d'eau de pluie tout en limitant la perte de matière. Nous considérons que seule la microfaune était capable de rentrer dans les microcosmes de 0,05 mm, la mésofaune dans les microcosmes de 2 mm, et toute la faune dans les microcosmes de 5 mm. Ces microcosmes étaient placés dans la partie sans herbicide, dans les 5 réplicats. Un microcosme de 5 mm par réplicat était également placé dans la partie avec herbicide. Afin de mimer l'effet de l'herbicide dans les placettes de contrôle (C), la végétation était retirée sur un mètre carré. La décomposition de la litière était calculée comme le pourcentage de différence entre la masse de litière initiale et finale.

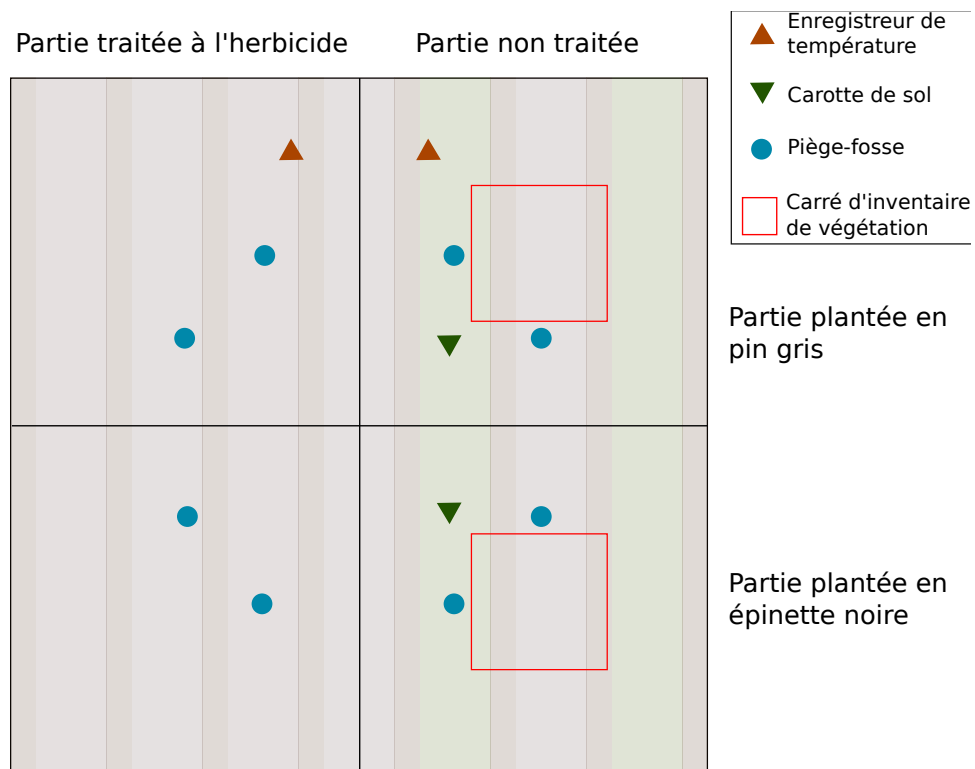


Figure 1.4 – Placette de 70 x 70 m et position des mesures réalisées. Les bandes de couleur représentent les tranchées (en marron foncé), les résidus (marron clair) et les bandes non perturbées (vert) que l'on retrouve dans les traitements T, F et S.

1.6.4 Étude théorique

Le travail théorique a pour but de mieux comprendre comment la composition fonctionnelle des communautés affecte la structure de leur réseau, et son fonctionnement. Un réseau trophique étant constitué d'interactions et d'espèces, nous avons cherché à savoir si les traits déterminent l'assemblage des espèces, l'occurrence des interactions, puis la fonction des espèces dans le réseau. Pour cela, nous avons réalisé des analyses sur des données d'interactions provenant de la littérature, et développé un modèle afin de simuler la dynamique des populations documentées.

Données :

Pour ce travail, des données d'interactions trophiques entre paires d'espèces étaient nécessaires afin de lier leurs traits à leurs interactions. Nous avons donc commencé par réaliser une revue de littérature où des interactions incluant des invertébrés étaient documentées. Nous avons utilisé Google Scholar et différents mots clés liés aux espèces, et aux interactions trophiques (p. ex. "invertébré", "Coléoptère", "consommation", "régime alimentaire"...). Nous avons ainsi pu répertorier 1273 interactions entre 645 espèces. Cependant, les données sur les absences d'interaction sont rares. Nous n'avons pas non plus des interactions entre des espèces d'une communauté entière. C'est pourquoi nous avons également utilisé une base de données provenant de Digel et al. (2011), dans laquelle les interactions entre invertébrés du sol de 48 réseaux trophiques forestiers étaient documentées. Cependant, la végétation, les microbes, et les détritus n'étaient pas identifiés à l'espèce. Un total de 34 193 interactions ont été renseignées à l'aide d'analyse d'isotopes, de contenus stomacaux et d'expériences de cafétéria. Nous avons considéré comme une absence d'interaction entre deux espèces quand elles se trouvaient dans différents sites sans jamais interagir, aboutissant en un total de 215 418 absences.

Modèle :

Un modèle théorique a été développé afin de simuler la dynamique de population des communautés du sol. Ce modèle est divisé en 5 compartiments : les détritits, la végétation, les microbes, les consommateurs, et l'azote inorganique. Les changements de biomasse de ces compartiments à chaque pas de temps, sont calculés à l'aide de différentes équations différentielles qui leur sont propres. Chaque compartiment, à l'exception de l'azote, est constitué de plusieurs espèces ou groupes. Les espèces végétales et microbiennes croissent selon une fonction de Monod, où leur taux de croissance, et leur constante de "demi-vélocité" sont déterminés selon leur C :N (Garnier et al., 2004). Leur consommation dépend de la quantité de ressources, soit d'azote pour les plantes, et de détritits pour les microbes. Les microbes absorbent ou rejettent de l'azote en fonction de leur C :N et le C :N des détritits qu'ils consomment. Les consommateurs s'alimentent de végétaux, microbes, détritits ou d'autres consommateurs. Les quantités consommées dépendent de leur taux métabolique déterminé par leur masse corporelle selon Peters (1983); Brown et al. (2004), leur préférence pour la ressource concernée, et leur biomasse respective (Yodzis P. et Innes S., 1992; Brose et al., 2006). Les consommateurs, la végétation et les microbes rejettent de la matière qui devient un type de détritits déterminé par son C :N. Les consommateurs et les microbes peuvent excréter de l'azote, alors que la végétation et parfois les microbes en absorbent. Ainsi, le modèle permet de calculer les flux d'azote et de carbone entre les différents compartiments et donc leur biomasse au cours du temps.

1.6.5 Intégration de la théorie à l'empirique

Nous avons réalisé des études théoriques lors du chapitre 1 et 2, afin de mieux comprendre les résultats de l'étude empirique du chapitre 3. Dans l'étude théorique, nous avons évalué à l'aide de random forest (Breiman, 2001), et d'analyses de Procrustes (Jackson, 1995) si les traits déterminaient les interactions entre paires d'espèces documentées dans la littérature, et si la structure fonctionnelle (richesse et régularité fonctionnelles (Villéger et al., 2008)) était

liée à la structure des réseaux. Nous avons également simulé la dynamique des espèces des 48 communautés, en retirant différents groupes fonctionnels. Ainsi, aussi à l'aide de random forest, nous pouvons établir des relations entre les traits des groupes, et leurs effets sur les autres groupes, les détritux, et l'azote.

Dans l'étude empirique, nous avons évalué les effets directs, et indirects de trois traitements (forêt non coupée (C), forêt coupée par arbres entiers (F), et forêt coupée avec scarification du sol (B)) sur l'écosystème. Nous avons uniquement choisi ces trois traitements à cause de la limitation en nombre de microcosmes disponibles. Après avoir déterminé les variables environnementales significativement affectées par les traitements, des RLQ (Dolédec et al., 1996 ; Dray et Legendre, 2008), puis des modèles d'équations structurales (Grace et Keeley, 2006 ; Shipley, 2009) ont été utilisés afin d'analyser les effets directs, et indirects de l'environnement sur les traits des espèces, et les taux de décomposition.

L'étude empirique a donc un but principalement descriptif, alors que les études théoriques sont plutôt explicatives. Les résultats de ces dernières permettent d'évaluer si les prélèvements de biomasse forestière peuvent affecter le fonctionnement de la communauté, et les processus de décomposition, en modifiant la structure fonctionnelle des communautés.

CHAPITRE 2

SPECIES TRAITS AS DRIVERS OF FOOD WEB STRUCTURE

Auteurs : Idaline Laigle, Isabelle Aubin, Isabelle Boulangeat, Ulrich Brose, Christoph Digel, Dominique Gravel

2.1 Description de l'article et contribution

L'approche par traits a été largement utilisée en écologie végétale pour expliquer l'assemblage, et le fonctionnement des communautés. Cependant, peu de recherches se sont concentrées sur les liens entre la composition des traits et la structure des communautés animales. La structure de la communauté est déterminée par les espèces la composant et leurs interactions. Dans ce chapitre, nous montrons dans un premier temps comment les traits des espèces prédisent les interactions trophiques dans les communautés diverses et complexes, comme le sont les réseaux trophiques des sols. Dans un deuxième temps, nous montrons comment la structure des réseaux trophiques (déterminée par le calcul de propriétés de réseau) est reliée à la structure fonctionnelle (identité et diversité des traits).

Nous avons trouvé pour la première fois que la structure des réseaux est contrainte par la structure fonctionnelle des communautés animales. La quantification de la structure fonctionnelle, et en particulier de la diversité fonctionnelle, est souvent utilisée pour inférer différents aspects du fonctionnement des écosystèmes, sans savoir si ce concept s'applique aux communautés animales. L'écologie fonctionnelle dérive principalement des modèles de dynamique végétale.

Comme la structure des réseaux est significativement reliée aux propriétés comme la stabilité dynamique, et la régulation trophique, nos résultats suggèrent que la structure fonctionnelle devrait également influencer les processus des écosystèmes dans les communautés animales. Les résultats de ce chapitre permettent donc de proposer de nouvelles directions pour les études au sujet de la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes.

J'ai réalisé les analyses de ce chapitre avec l'aide d'Isabelle Boulangeat et Dominique Gravel. Les données proviennent du laboratoire iDiv (Ulrich Brose). Tous les co-auteurs ont participé à l'édition de l'article. Cet article a été soumis à la revue scientifique *Oikos* le 27 novembre 2016, accepté le 31 mai 2017, et publié en ligne le 6 octobre 2017.

Laigle, I., Aubin, I., Digel, C., Brose, U., Boulangeat, I., & Gravel, D. (2018). Species traits as drivers of food web structure. *Oikos* 127(2), 316-326.

2.2 Abstract

The use of functional traits to describe community structure is a promising approach to reveal generalities across organisms and ecosystems. Plant ecologists have demonstrated the importance of traits in explaining community structure, competitive interactions as well as ecosystem functioning. The application of trait-based methods to more complex communities such as food webs is however more challenging owing to the diversity of animal characteristics and of interactions. The objective of this study was to determine how functional structure is related to food web structure. We consider that food web structure is the result of i) the match between consumer and resource traits, which determine the occurrence of a trophic interaction between them, and ii) the distribution of functional traits in the community. We implemented a statistical approach to assess whether or not 35 466 pairwise interactions between soil organisms are constrained by trait-matching and then used a Procrustes analysis to investigate correlations

between functional indices and network properties across 48 sites. We found that the occurrence of trophic interactions is well predicted by matching the traits of the resource with those of the consumer. Taxonomy and body mass of both species were the most important variables for the determination of an interaction. As a consequence, functional evenness and the variance of certain traits in the community were correlated to trophic complementarity between species, while trait identity, more than diversity, was related to network topology. The analysis was however limited by trait data availability, and a coarse resolution of certain taxonomic groups in our dataset. These limitations explain the importance of taxonomy, as well as the complexity of the statistical model needed. Our results outline the important implications of trait composition on ecological networks, opening promising avenues of research into the relationship between functional diversity and ecosystem functioning in multi-trophic systems.

2.3 Introduction

The use of functional traits to describe community structure is a promising approach to reveal generalities across organisms and ecosystems (McGill et al., 2006). Plant ecologists have demonstrated the importance of traits in explaining community structure, competitive interactions as well as ecosystem functioning (Hooper et al., 2002; Cadotte et al., 2009; Isbell et al., 2011). The diversity of traits, which can be quantified by a variety of metrics (Rao, 1982; Petchey et Gaston, 2002; Villéger et al., 2008), indicates complementarity and redundancy among species. High trait diversity should reduce competitive interactions between species (Loreau et Hector, 2001; Kunstler et al., 2016). Several studies also revealed that trait identity may play an even more important role than diversity (Mokany et al., 2008; Minden et Kleyer, 2011). Despite these advances, the applicability of a trait-based approach to animal taxa and across trophic levels remains to be validated (Lavorel et al., 2013; Gravel et al., 2016).

Animal traits have been increasingly used to assess community response to various disturbances (Moretti et Legg, 2009; Lavorel et al., 2013; Aubin et al., 2013; Frainer et al., 2014; Pey et al., 2014; Gagic et al., 2015). In most cases, studies were limited to only a few taxonomic and trophic groups. In comparison with autotrophs, animal traits and functions are both more diverse and more complex (Polis et al., 1997). For instance, there are no analogs in the plant kingdom for behavioral traits, or for the drastic changes in trait values exhibited by individuals throughout ontogeny (Aubin et al., 2013). Further, the difficulty of adequately representing the functional structure of animal communities comes in part from the presence of feeding loops, cannibalistic interactions, omnivory, intra-guild predation and ontogenic functional displacement preventing the distinction of trophic levels (Polis et Holt, 1992; Thébault et Loreau, 2006; Ings et al., 2009). The application to animal communities of functional indices developed for plants therefore requires new conceptual developments (Gravel et al., 2016).

It is widely documented that species' traits can influence community functioning directly, but they can also do so indirectly through their impact on trophic network structure and thereby on regulation (Gravel et al., 2016). The match between the traits of a consumer with those of a resource determines pairwise interactions (Morales-Castilla et al., 2015; Bartomeus et al., 2016). Several statistical methods have been proposed to link ecological traits with pairwise interactions, some of which are derived directly from food web theory (Williams, 2010; Gravel et al., 2013). For instance, Rohr et al. (2010) and Eklöf et al. (2013) used latent variables to compute the interaction probability between pairs of species and relate them a posteriori to functional traits. Spitz et al. (2014) and Krasnov et al. (2016) performed a more direct analysis, replacing the matrices conventionally used in an RLQ analysis (Dolédec et al., 1996) with matrices containing consumer and resource trait values, and their interactions. These studies led to a more mechanistic understanding of the drivers of interactions. For instance, species body size was found to be the major driver of predator-prey interactions among species (Peters, 1983; Gravel et al., 2013; Digel et al., 2011). Ibanez et al. (2013) and Bartomeus et al. (2016) showed that mandible traits of scavengers and herbivores determine the type of litter and plants they are able to eat. Despite some technical distinctions between the various statistical approaches, they

all have in common the idea that interactions depend on the match between "foraging traits", which characterize the way a consumer attacks and handles resource, and "vulnerability traits", which characterize defense and escape from predation (Rohr et al., 2010; Gravel et al., 2016).

Trait-matching constraints determine the occurrence of interactions between pairs of species (Bartomeus et al., 2016), but it is the distribution of all traits in the community that will determine the structure of the network (Gravel et al., 2016). The functional structure of a community can be described by its functional identity (average value of each trait) and its functional diversity (the variance of each trait). Several metrics can be used to characterize these two aspects. Community weighted mean (CWM) represents the average of each trait weighted by relative abundance (Garnier et al., 2004). Functional indices can be computed to represent the multi-dimensional functional volume of communities (Villéger et al., 2008; Mouillot et al., 2013). These methods have been used to analyze the functional structure of animal communities (Mouchet et al., 2010; Dehling et al., 2014; Coulis et al., 2015), although relatively little is known about their importance for network structure. For instance, even though we know that body size strongly constrains predatory interactions (Rohr et al., 2010; Eklöf et al., 2013), less is known about the effect of average and variance of the frequency distribution of body size on network properties such as connectance and degree distribution (Albouy et al., 2014). It is as yet unknown whether any relationship between functional indices and network properties would arise once accounting for multiple traits, for which empirical distributions have many more dimensions.

Investigating the relationship between functional and network structure is particularly relevant in soil communities where taxonomic and functional diversity is high. Interest in relationships between soil food webs, their functioning and the abiotic environment has grown steadily over the past several years (Berg et Bengtsson, 2007; Melguizo-Ruiz et al., 2012; de Vries et al., 2013; Moya-Laraño et al., 2014). However, the role of functional structure has not yet attracted such attention. Soil organisms play a crucial role in key ecosystem processes, they are the main agents of nutrient cycling, and thus essential for primary production in all terrestrial eco-

systems (Wardle, 2006). Soil communities remain, nonetheless, among the least documented ecological systems (Bardgett et Wardle, 2010). This is partly due to the difficulty of observing soil organisms, particularly their ecological interactions. Formal experiments such as cafeteria style trials, gut content analysis and isotope studies provide much needed information on species interactions (Brose et Scheu, 2014). However, they are not yet widely used and are possibly too time consuming to be applied extensively. The dominance of generalism in species diet and of bottom up control of population dynamics lead to organic matter breakdown favored mainly by species complementarity (Digel et al., 2014; Hedde et al., 2010). Combined together, low resource competition and opportunistic feeding promote a high diversity of organisms and a very strong body size structure (Wardle, 2006). The exceptionally high diversity of certain guilds and of functionally redundant species, as well as the difficulty of observing species dynamics due to the physical nature of soils, make the use of the functional approach particularly promising to characterize soil food web structure.

Our objective in this study is to investigate the relationship between the functional structure of soil communities and the structure of the network of trophic interactions (see figure 2.1 for a summary description of the analytical steps followed). We first investigated the extent to which functional traits determine the occurrence of pairwise trophic interactions in soil food webs. Our study includes a particularly broad range of taxa, from microbes (bacteria and fungi) to macro-arthropods. As we had no a priori trait-matching rules and wanted to account for non-linear relationships between traits, we adopted a statistical algorithm derived from machine learning techniques. We then examined the relationship between descriptors of trait structure (identity and diversity) and network structure across 48 soil food webs in Germany. We used a collinearity analysis to compare two matrices describing functional and network structure. This study is a first step toward a better understanding of the relationship between the trait structure of multi-trophic communities and their functioning.

2.4 Material & Methods

2.4.1 Datasets

We used two different datasets of trophic interactions in conjunction with a literature documentation of functional traits (figure 2.1). The first dataset was obtained from the study of Digel et al. (2014), who documented the presence and absence of interactions among 881 invertebrate species that were recorded at 48 sampling sites (hereafter called the food webs dataset). The study sites of Digel et al. (2014) were located in beech and coniferous forests across three geographical areas in Germany. Interactions were monitored using a combination of methods ranging from molecular gut content analyses to cafeteria experiments, the details of which are provided in the original publication. An absence of interaction was assumed between two species if they were found together at least in one location but were not observed interacting. Each food web contained between 89 and 168 species, with the total number of trophic interactions ranging from 729 to 3344. Overall, 34 193 unique interactions were observed across the 48 food webs, and a total of 215 418 absences of interactions. Some species, particularly small ones at low trophic levels, were identified as morpho-species or even functional groups (Supplementary material Appendix 1 : Figure B1).

We compiled a second dataset from a literature review (hereafter called the independent interactions dataset) in order to improve representation of interactions involving detritivores and herbivores. The literature search was carried out using Google Scholar with keywords including taxonomic group names and keywords indicating trophic interactions ("interaction", "diet", "consumption", "cafeteria experiment", "feed"). We selected articles involving interactions between terrestrial invertebrate species and any resource, for a total of 126 studies (Supplementary material Appendix 2, Table B2). Across these, a total of 1273 interactions were recorded between 645 species. Only 88 absences of interaction were found.

We selected 8 traits as potential indicators of either foraging or vulnerability attributes (table 2.1, figure 2.1 (1)). These traits were documented for each species or taxa based on a literature review, as well as from visual assessment of images. In addition to these traits, we included two proxies for hard-to-measure traits. We considered feeding guild as a trait syndrome (co-occurring trait attributes that can be used to synthesize a function (McIntyre et al., 1999)) and a proxy of characteristics that could not be measured directly on an organism (e.g. the ability to digest plant material). Also, taxonomy was used as a latent variable (i.e. non-measured traits or syndrome that are estimated from the data (Rohr et al., 2010)), following the eco-phylogenetic approach of Mouquet et al. (2012). Only a handful of studies (Rohr et al., 2010; Eklöf et al., 2012; Krasnov et al., 2016) have investigated thus far the joint contribution of traits and taxonomy to the occurrence of interactions. Here, we relied on an index of taxonomic distance to overcome the lack of time calibrated phylogenies and the challenge of accounting simultaneously for a wide range of organisms (from bacteria to arthropods). To do so, we used the R package "ape" to obtain taxonomic distances between species and then conducted a Principal Coordinates Analysis (PCoA) on taxonomic distances to record the score of each species from the first two axes (figure 2.1 (2)). This approach therefore only accounts for the topology of the tree and not the rate of evolutionary processes.

Table 2.1 – Description of traits (and proxies for other traits) used in the different models

	Trait	Type	Description	Documentation	Model
Observed traits	Prey capture strategy	Boolean	Web builder or not	Literature	C
	Poison	Boolean	Use of poison to kill prey or not	Literature	C
	Body mass	Continuous	Logarithm of the mass of an individual (in grams)	Measurement, literature*	C, HFD
	Mobility	Categorical	1 : immobile, 2 : crawling (no legs), 3 : short legs, 4 : long legs, 5 : jumping, 6 : flight	Literature	C
	Toughness	Categorical	0 : soft (no chitin, or few lignin), 0.5 : hard, 1 : has a shell (or is a seed)	Literature	C, HFD
Latent traits	Feeding guild	Boolean	Carnivore : 1/0, detritivore : 1/0, fungivore : 1/0, herbivore : 1/0	Literature	HFD
	Taxonomy	Continuous	Scores on the 2 PCoA axes of the taxonomy	Literature	C, HFD
	Vertical stratification	Boolean	Below soil surface : 1/0 and/or above soil surface : 1/0	Literature	C, HFD

(C) : carnivorous interactions, (HFD) : herbivorous-fungivorous-detritivorous interactions.

* Food webs dataset and body mass measurements were provided by Digel et al. (2014). Body mass was hard to obtain from the literature ; therefore, for the independent interactions dataset we assessed body mass from body size, using documentation protocols described in Andrassy (1956) ; Freckman (1982) and Ganihar (1997).

2.4.2 Statistical analysis

Determining interactions in soil food webs from traits

We first tested if functionally similar species tend to have the same resources and consumers (figure 2.1 (3)). To do so, we calculated Gower distances (Gower, 1966) between pairs of species according to their trait values. Then, we tested if the distance between a species "A" and "B" is related to the probability that both species "A" and "B" share an interaction (or lack of) with species "C". To do so, we fitted a GLM using a logit link with a binomial distribution, with shared interactions (0 or 1) between species "A" and "B" as a function of the distance between them. Significance was assessed with a Chi-squared test based on the change in likelihood between an intercept-only model and one also including the interaction.

Secondly, we investigated the role of consumer's and resource's traits in driving the occurrence of pairwise interactions (figure 2.1 (4)). We considered only direct trophic interactions. We considered that the occurrence of a direct interaction between a consumer and a resource (response variable) is a binomial process conditional on their traits (explanatory variables). We compared three statistical techniques to predict the probability of interaction among species : generalized linear models (GLM), gradient boosted models (GBM), and random forest models (RF). GBM and RF are machine learning algorithms (Breiman, 2001), which, using decision tree-like processes, find the best combination of variables and variable coefficients to explain the response variable. This method deals easily with non-linear relationships and is more flexible than GLMs. GLMs, however, represent the trait-matching centrality formalism developed by Rohr et al. (2010), which is grounded in food web theory and is essentially the common denominator to most trait-matching methods (Gravel et al., 2016).

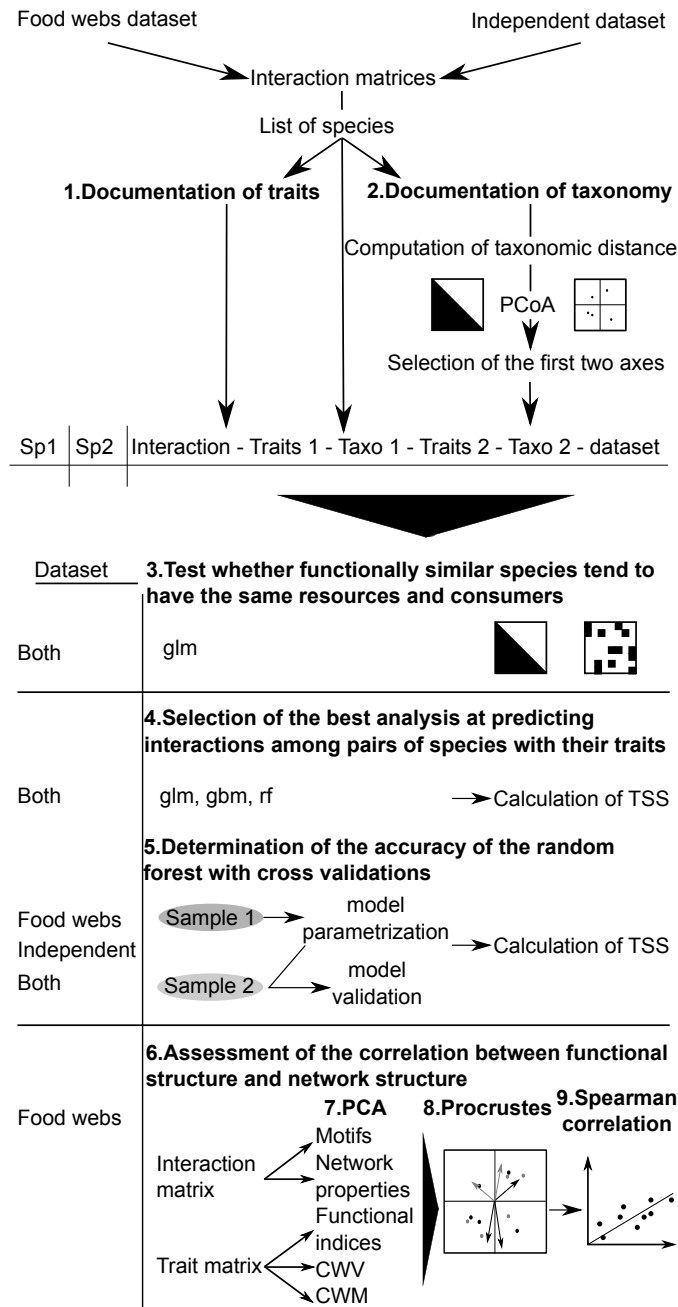


Figure 2.1 – Schematic representation of the analyses performed. Each step is numbered chronologically and referred in the text. We used the two datasets (food webs + independent) with species traits and species interactions to ask two questions. 1) Can we predict species interactions from species traits? To answer this question, we used three types of models (Generalized Linear Model, Gradient Boosted Model and Random Forest) parametrized using several samples, and validated with different samples (cross-validation procedure). 2) Are certain aspects of food web structure related to functional structure? To answer this question we computed descriptors of network structure, functional identity and functional diversity. We linked each component of functional structure to each component of network structure with a Procrustes analysis.

We implemented different types of cross-validation to assess the model accuracy (figure 2.1 (5)). We first performed model calibration on the food webs dataset and validated these models on the independent interactions dataset, and the other way around. We also performed cross-validation within the food webs dataset by calibration on two geographical areas and validation on the third area. We also performed bootstrapping cross-validation by randomly selecting 36 out of the 48 food webs for calibration and validation on the remaining 12 food webs (25% of the dataset). Random selection of food webs for cross-validation was repeated ten times. Finally, we selected two samples without any species in common, by randomly taking pairs of species inside the 48 food webs : one was used for parametrization, and the other for validation. The accuracy of the predictions of the models was calculated with the True Skill Statistic (TSS). The TSS quantifies the proportion of prediction success relative to false predictions and returns values ranging between 1 (perfect predictions) and -1 (inverted forecast) (Allouche et al., 2006). We evaluated the individual contribution of the different traits to the occurrence of interactions. Models were fitted by removing one trait at a time and TSS of the reduced model was compared to the full model. Predictions were significantly improved by separating the model in two : one for carnivorous interactions, and one for interactions in which resources are microbes, dead matter, or producers. We report the results of these two models separately.

Relationship between descriptors of functional structure and of network structure

The next step of our analysis was to investigate the relationship between functional and network structure using the food webs dataset (figure 2.1 (6)). We computed CWMs of each trait for each local food web. Functional diversity was characterized using community trait variance (CWV, variance of each non-binary trait (Sonnier et al., 2010)), functional richness and functional evenness (proportion of functional space filled by the species community and regularity of abundance distributions in the functional space, respectively (Villéger et al., 2008)).

Standard network properties (Williams et Martinez, 2000; Newman et Girvan, 2004; Vermaat et al., 2009) were computed for each of the 48 food webs : number of species, number of links, connectance (number of links observed divided by the square of species richness), generality (standard deviation of normalized number of resources per species), vulnerability (standard deviation of normalized number of consumers per species), mean trophic level (weighted trophic level across the different paths from the species to the base of the food web), omnivory (fraction of species that consume resources at more than one trophic level), modularity (clustering of species into groups with which they interact more than with species in other groups), mean maximum similarity (mean of the maximum trophic similarity of each taxon to other taxa, i.e. the number of consumers and resources shared by a pair of species divided by their total number of consumers and resources). We also considered the more refined representation of network structure with the frequency distribution of four node motifs. Motifs are subset of three nodes viewed as the building blocks of diverse networks and their frequency distribution has been related to food web dynamics (Stouffer, 2010). We selected the motifs representing well-known food web modules : linear food chain, apparent competition (a single consumer with two resources), resource competition (two consumers on the same resource), and omnivory (a consumer feeding simultaneously on two different trophic levels).

Basal species were not identified to species level and were therefore removed from the computation of the different network metrics to avoid any bias. We performed a Principal Component Analysis (PCA) on the matrices of CWM, CWV, functional indices, network properties and motif frequency in order to position the different communities in multivariate functional and network spaces (figure 2.1 (7)). We compared these ordinations using a Procrustes analysis (Jackson, 1995) and tested the hypothesis that the relative position of different food webs was related in the two ordination spaces (figure 2.1 (8)). The Procrustes method finds the best linear fit between two ordinations : one of the ordinations is reflected, rotated and expanded in order to position food webs as close to their counterpart as possible in the second multivariate space. Statistical significance of the correlation was assessed using a Procrustean randomization test (PROTEST), which tests whether the sum of residual deviations of the communities matching

is less than expected by chance (Jackson, 1995). We also computed the observed correlation between matrices to estimate the goodness of fit. We performed a Spearman correlation between pairs of metrics in order to more finely investigate univariate relationships (figure 2.1 (9)).

All of the analyses were performed with R (R Core Team, 2015) and the packages *ade4* (Dray et Dufour, 2007), *gbm* (Ridgeway, 2015), *randomForest* (Liaw et Wiener, 2002), *ape* (Paradis et al., 2004).

Data deposition

Data available from the Dryad Digital Repository :

< <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.1sg4j> > (Laigle, 2017).

2.5 Results

Trait-matching predicts a large part of the variation in the occurrence of pairwise interactions. First, we found that functionally close species tend to have the same resources and consumers (comparison between the null model and the two other models, $p < 2.10^{-16}$). Secondly, we found that all three statistical analyses performed well at predicting interactions from traits. The GLM had the lowest TSS value (TSS of 0.06 for carnivorous interactions and 0.38 for other interactions), followed by the GBM (TSS=0.40 and TSS=0.41), and the best model was the RF (TSS=0.98 and TSS=0.86). Most cross-validation scenarios were satisfying (table 2.2). TSS of cross-validations between food webs from the three different geographical areas ranged between 0.89 and 0.93 for carnivorous interactions, and between 0.59 and 0.61 for non carnivorous interactions. Cross-validation by removing 25% of interactions yielded TSS of 0.77 and 0.79 for carnivorous and other interactions, respectively. Trait-matching constraints determined by the models were however restricted to the dataset, as revealed by the poor performance of cross-validation between datasets, with TSS between -0.16 and 0.03.

Table 2.2 – Cross-validation results for the carnivorous interactions (C) and the herbivorous-fungivorous-detritivorous interactions (HFD)

Cross validation	Data for parametrization	Data for validation	Unique species (%)	Model	a	b	c	d	TSS
Cross areas	FW 1+2	FW 3	24.3	RF_C	10487	468	1262	63088	0.89
				RF_{HFD}	246	18	168	3019	0.59
	FW 1+3	FW 2	20.1	RF_C	13539	626	982	103306	0.93
				RF_{HFD}	357	37	217	3597	0.61
	FW 2+3	FW 1	26.9	RF_C	14138	615	1102	91775	0.92
				RF_{HFD}	334	42	200	3535	0.61
Cross FW	38 FW	12 FW	NA	RF_C	12535*	271*	350*	83736*	0.97*
			NA	RF_{HFD}	427*	38*	105*	3429*	0.79*
Cross dataset	II	FW	100	RF_C	32283	202136	0	0	0
				RF_{HFD}	890	6150	0	0	0
	FW	II	100	RF_C	32	9	559	33	-
				RF_{HFD}	9	0	301	32	0.16
Cross samples	FW	FW	100	RF_C	3299	385	958	22519	0.76
			100	RF_{HFD}	24	85	98	1068	0.12
	II	II	100	RF_C	342	14	1	0	0
			100	RF_{HFD}	183	4	11	15	0.73

Random forest models were calibrated with one sub-dataset and validated on a second one. a = number of observed and predicted interaction presence, b = number of observe absence and predicted presence, c = number of observed presence and predicted absence, d = number of predicted and observed absence. "Unique species" are the percentage of species that are present in the data for validation, but not in the data for parametrization.

FW = food web, II = independent interactions, * Average value for 10 cross validations.

Overall, we found that the most important trait or proxy to predict species interactions are body mass and taxonomy, followed by toughness of the resources, use of poison for carnivorous interactions, kingdom of the resources, and consumer diet (e.g herbivore) for non-carnivorous species (figure 2.2).

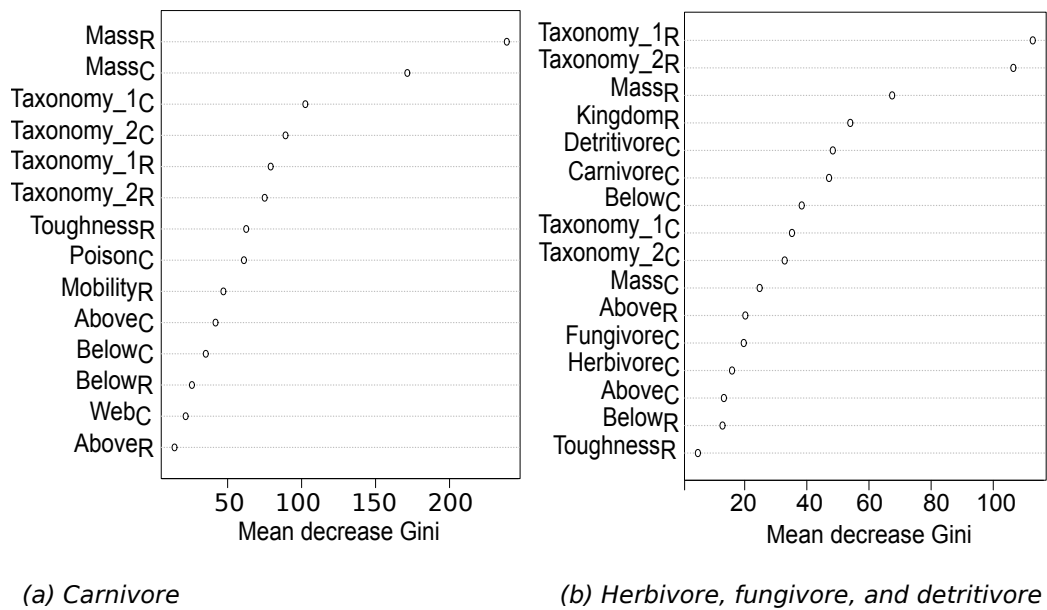


Figure 2.2 – Importance of traits to predict carnivorous and non-carnivorous interactions according to the Random Forest model. See table 4.1 for details on traits. The "mean decrease Gini" (Total decrease in node impurities from splitting on the variable) is proportional to the contribution of each variable in the model. High mean decrease Gini represents a high importance of the variable. C : consumer traits, and R : resource traits.

We evaluated the relationship between CWM and network properties (figure 2.3(a)) and found that the functional identity of species making up a community is related to network structure ($p \leq 1.10^{-4}$ for the PROTEST, $R=0.62$). We present all the spearman coefficients between variables in Supplementary material Appendix 3, Table B3. Not surprisingly, mean trophic level, omnivory and connectance all increase with the number of carnivorous species (Spearman coefficients of $r=0.88$, $r=0.74$ and $r=0.69$, respectively). The number of links, vulnerability, generality, and also omnivory increase with the number of species that use poison to hunt ($r=0.65$, $r=0.60$, $r=0.63$, and $r=0.60$). Vulnerability also decreases with species that live below-ground ($r=-0.51$). Finally, trophic similarity decreases with the first PCoA axis representing species taxonomy, and with increasing variance in species body mass ($r=-0.51$ and $r=-0.45$).

Secondly, we found that CWV is correlated to network properties ($p \leq 1.10^{-4}$ for the PROTEST, $R=0.58$) (figure 2.3(b)). Variance in body mass and in the first axis of the PCoA of the taxonomy is negatively correlated to trophic similarity ($r=-0.51$ and $r=-0.49$). Variance in toughness is negatively correlated to vulnerability, mean trophic level and omnivory ($r=-0.60$, $r=-0.72$, $r=-0.79$), while variance in mobility is negatively correlated to mean trophic level ($r=-0.65$). Similar relationships were also observed for other diversity metrics, although the relationships were weaker (with a p -value of $\leq 1.10^{-4}$ for the PROTEST, and $R=0.45$), (figure 2.3(c)). Species richness is positively related to functional richness ($r=0.71$), but not functional evenness ($r=0.05$). Trophic similarity varies inversely to functional evenness ($r=-0.48$). Modularity is not correlated to any functional index.

The frequency of the different motifs was found to be independent of functional metrics (p -value = 0.46, $R=0.17$), but correlated to the CWM ($p \leq 1.10^{-4}$, $R=0.40$) (figure 2.3(d)). Fun-givores, herbivores and detritivores increase with the frequency of motifs representing resource competition ($r=0.65$, $r=0.39$ and $r=0.19$, respectively), while carnivores increase with the frequency of motifs related to omnivory ($r=0.37$). Omnivory increases even more if carnivores use poison or webs to catch their prey ($r=0.34$ and $r=0.64$).

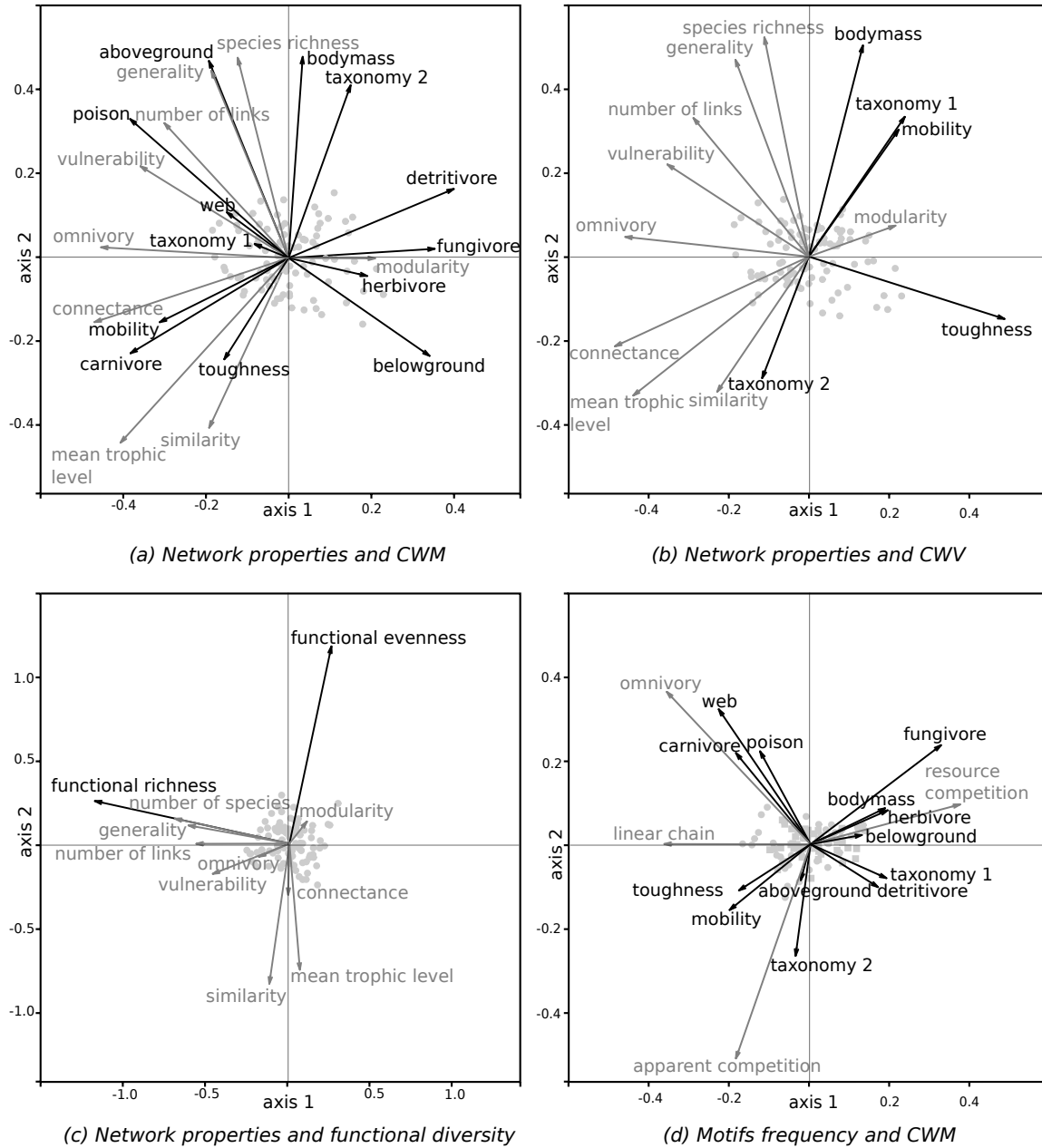


Figure 2.3 – Procrustes representation of the correlation between the variables representing the functional structure (Community Weighted Mean, Community Weighted Variance, functional diversity indices) and those reflecting network structure (network properties and motifs frequency). Each dot corresponds to a local community.

2.6 Discussion

This study is a first step toward a better understanding of the role of functional traits in the structure of trophic interaction networks (figure 2.4). Traits are known to be important drivers of assembly processes in plant communities (McGill et al., 2006; Violle et al., 2007). They also play a key role in other important ecosystem functions such as primary productivity. Building on this principle, this study shows that the structure of more complex communities such as soil food webs is also related to the different aspects of the trait distribution. We found that traits such as body size, mobility and hunting mode affect the occurrence of trophic interactions in soil food webs, but other aspects of the community functional structure such as trait identity and diversity were also related to the summary characteristics of the network structure. These results show how the trait-based approach to food webs can efficiently and mechanistically position species within a community and explain its macroscopic properties.

2.6.1 From traits to interactions

We successfully used a trait-matching approach to determine soil food web interactions. We were able to predict 98% of interactions between animal resources and consumers using a small set of traits in addition to taxonomy as a proxy for unmeasured traits. Our method, inspired by the matching centrality formalism (Rohr et al., 2010), compared the accuracy of three statistical approaches (generalized linear models, gradient boosted model, and random forest models) to predict species interactions from their traits. Random forest (RF) was the most efficient method, indicating that trait-matching constraints are not linear and possibly multivariate. The random forest algorithm is based on regression trees, allowing the classification of interactions with a set of conditions, a process similar to what ecologists would intuitively do when constructing an interaction network. Cross-validation results were satisfying, both when tested in different geographical areas (leaving one area out of the calibration data) and with different species

(leaving a set of species out of the calibration data). Non-carnivorous interactions were better predicted in the independent interactions dataset, which contained more precise non-animal species identification. On the other hand, carnivorous interactions were better predicted in the food webs dataset, in which species identification was done only for animal species.

We nonetheless have to remain careful about the ability of the model to predict interactions of species in new systems. Indeed, the random forest algorithm tends to over-fit the data, as we exemplified by the validation across datasets.

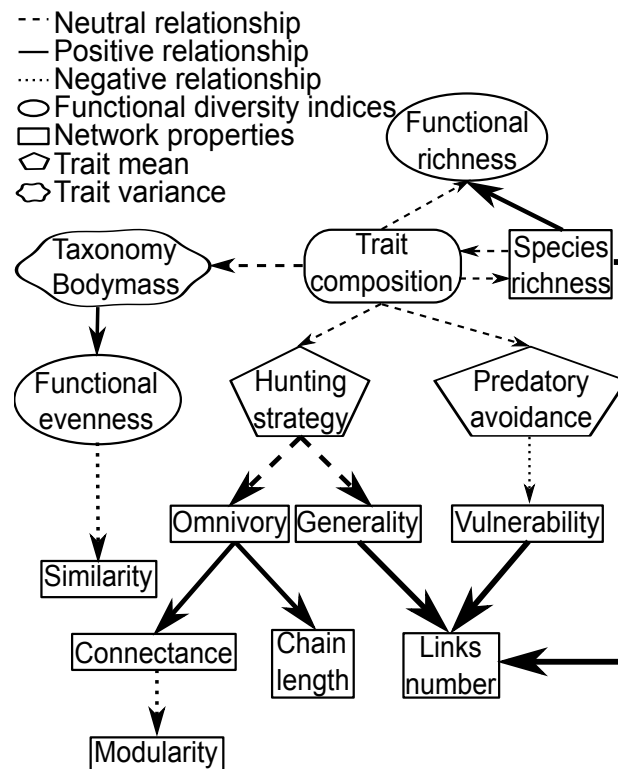


Figure 2.4 – Summary diagram showing observed relationships between functional diversity properties, network properties and traits mean and variance. Functional properties are surrounded, network properties are framed, trait means are framed with a pentagon and trait variances are written inside a cloud. Relationships between variables are represented with arrows : solid = positive correlation; dotted = negative; dashed = neither positive nor negative. The width of the arrows represents the strength of the relationship.

In agreement with previous studies conducted in other systems (Peters, 1983; Brose et al., 2006; Williams, 2010; Riede et al., 2010; Gravel et al., 2013), body mass was found the trait that best predicts interactions, followed by taxonomy. Taxonomy can be used as a proxy, approximating traits that are hard to document (Mouquet et al., 2012), such as chemical defense or behavior, following the assumption that some traits are highly conserved within taxa. Taxonomy also helps capturing trait syndromes, such as the ant *Plectroctena* which uses nutcracker mandibles in combination with a hunting strategy specific to the predation of millipedes (Polidori, 2011). Further, kingdom of the resource and diet of the consumer provides an approximate way to characterize the backbone of network structure, with the identification of interactions that are trivially prohibited also called forbidden interactions, such as herbivores not feeding on animals (Morales-Castilla et al., 2015). As more studies are published, it will be interesting to see whether the amount of variance explained by taxonomy decreases with increasing quality of trait information, or if some fundamental constraints cannot be disentangled only using trait data and remain best explained by evolutionary history.

2.6.2 From functional structure to network structure

Having verified the existence of a relationship between traits and the occurrence of interactions, we then explored relationships between functional and network structure. The strongest associations were observed between trait composition (i.e. CWM), network properties, and motifs frequency. While we did not had a priori expectations, the results we found were all coherent. For instance, it was not surprising to find that a higher number of carnivorous species was correlated to the average trophic level, but also connectance. We also found that the use of poison or webs were positively related to the number of links, and the frequency of the motif that represents omnivory. In contrast, vulnerability decreased with the number of species living below-ground, presumably because it limits predation by spiders. These results suggest that hunting strategy is a representative trait of species generality, and in combination with species vulnerability, both determine the number of links.

The relationships we found between functional diversity metrics and network properties were more intriguing. First, relationships between the range of trait values and network properties were more interesting when looking at each trait individually, than when considering functional richness. Correlations between functional richness and network properties were likely driven by the strong dependence of this index to species richness (Villéger et al., 2008), which in turn increase the number of links per species (Martinez, 1992), as well generality and vulnerability. We expected that functional richness, by increasing functional differences among species, would be negatively correlated to trophic similarity. However, trophic similarity was rather negatively correlated to variance in body mass and taxonomy. This observation is consistent with results of the first part of the study. While functional richness could provide insights about the amount of functions a community can provide, it should be considered in conjunction with individual trait investigation to approximate network structure.

Functional evenness also had a negative relationship with trophic similarity, but not with modularity and connectance as we would have expected. Low functional evenness characterizes the distribution of species in functional groups within the community. Therefore, low functional evenness increased the availability of resource and the number of consumers (mainly determined by matching of their taxonomy and body mass), thus increasing trophic similarity. Similarly, we would have expected a decrease in modularity with functional evenness. Modularity can be seen as a measure of trophic complementarity between functional groups of species (Montoya et al., 2015; Poisot et al., 2013). For example, Olesen et al. (2007) showed that modules of species with convergent traits values are present in species rich pollinators-plant communities. Thus, it would have been reasonable to expect modules of similar consumers (i.e. functional groups) sharing the same resources. We suspect our results might arise from the high amount of generalist predators linking modules. We also only found a weak relationship between functional evenness and connectance. Then, functional evenness provides insight into species trophic similarity and thus competition and complementarity among species.

Our analysis had some limitations, which should orient future research. Taxonomic resolution of basal trophic groups was very low, therefore influencing the number of species and links in each network. This limitation does not impact the analysis of trophic interactions among carnivorous species, but certainly does for detritus and plants. These nodes are key for major ecosystem processes such as nutrient cycling, therefore, more precise species identification and documentation of interactions are needed. The importance of taxonomy for the explanation of pairwise interactions also underlines the coarse resolution of trait information we were able to gather from literature. Taxonomy does not inform us about the mechanisms involved in interactions, and limits our model to taxa present in the training data. Moreover, the decision tree computed by the random forest, for the two datasets together, required more than 10 000 nodes, for 250 972 interactions. The rules of the random forest are likely specific to the training data. If we want to correctly predict interaction for a new pair of species absent from the training dataset, their traits should be similar to one of the 20 000 groups of pairs of the training species. We found that traits mediate species interactions, but the complexity of statistical model made the interpretation difficult. Other traits could perform better at discriminating interactions by requiring less nodes, and could replace taxonomy. Traits potentially mediating species interactions (Moretti et al., 2016) were difficult to document precisely due to a lack of available information. We expect that the documentation of traits representing foraging strategy and predatory avoidance, as well as spatial and temporal co-occurrence should improve significantly our ability to predict predatory interactions. Non-animal interactions could also be predicted more accurately with traits such as chemical defense and stoichiometry. Trait measured directly on the individuals for which interactions were observed could also improve our understanding of trait- matching constraints (Bartomeus et al., 2016). That said, we emphasize the difficulty of finding traits that are relevant and could be measured across the range of organisms we considered. There is currently no standard that would account for the variability of characteristics that could be found from nematodes to spiders. Further, while additional traits might refine our ability to predict exceptional interactions, like highly specialized consumer- resource matches, each additional trait is susceptible to decrease the generality of the model. Future investigations

of trait-matching constraints will therefore require a proper analysis of the optimal solution to the generality-accuracy trade-off.

2.6.3 Conclusion

We offer a new approach to answer quantitatively questions which ecologists often addressed intuitively. Despite some limitations, we showed how trait composition, taxonomy and body mass in particular, determine the distribution of species interactions in a community. The growing interest for trait-based approaches to soil fauna will likely improve trait documentation, and thereby the precision of future analyses. As Schleuning et al. (2015) and Gravel et al. (2016) have recently pointed out, the next challenge in Biodiversity and Ecosystem Functioning studies will be to relate network ecology to ecosystem processes. Answers to these questions have the potential to upend existing theories by demonstrating the changing effect and importance of functional diversity across trophic levels, as suggested by Lefcheck et Duffy (2015). The joint study of functional and network structure may provide valuable insight by bridging important conceptual gaps.

2.6.4 Acknowledgments

Financial support was provided by NSERC Discovery (Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada) and NSERC CRD grants (Collaborative Research and Developments) to D.G. and I.A., the Association Québécoise de Gestion de la Végétation, the Canada Research Chair program and the training program in Forest Complexity Modelling. We also thank C. Albouy, P. Desjardins-Proulx, P.-M. Brousseau, L. Rousseau, M. Moretti and T. Handa for helpful discussions. Thanks to F. Cardoue and L. Boisvert-Marsh for editing the manuscript.

2.7 References

- Albouy, C., Velez, L., Coll, M., Colloca, F., Le Loc'h, F., Mouillot, D., Gravel, D. (2014). From projected species distribution to food-web structure under climate change. *Global Change Biology* 20, 730–741.
- Allouche, O., Tsoar, A., Kadmon, R. (2006). Assessing the accuracy of species distribution models : Prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology* 43, 1223–1232.
- Andrassy, I. (1956). Die Rauminhalts- und Gewichtsbestimmung der Fadenwürmer (Nematoden). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 2, 1–15.
- Aubin, I., Venier, L., Pearce, J., Moretti, M. (2013). Can a trait-based multi-taxa approach improve our assessment of forest management impact on biodiversity? *Biodiversity and Conservation* 22, 2957–2975.
- Bardgett, R. D., Wardle, D. A. (2010). *Aboveground-Belowground Linkages : Biotic Interactions, Ecosystem Processes, and Global Change*. Oxford University Press.
- Bartomeus, I., Gravel, D., Tylianakis, J. M., Aizen, M., Dickie, I., Bernard-Verdier, M. (2016). A common framework for identifying rules across different types of interactions. *Functional Ecology* 10, 1–40.
- Berg, M. P., Bengtsson, J. (2007). Temporal and spatial variability in soil food web structure. *Oikos* 116, 1789–1804.
- Breiman, L. (2001). Random forests. *Machine learning* 45, 5–32.
- Brose, U., Scheu, S. (2014). Into darkness : unravelling the structure of soil food webs. *Oikos* 123, 1153–1156.

- Brose, U., Williams, R. J., Martinez, N. D. (2006). Allometric scaling enhances stability in complex food webs. *Ecology Letters* 9, 1228–36.
- Cadotte, M. W., Cavender-Bares, J., Tilman, D., Oakley, T. H. (2009). Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. *PloS one* 4, e5695.
- Coulis, M., Fromin, N., David, J.-F., Gavinet, J., Clet, A., Devidal, S., Roy, J., Hättenschwiler, S. (2015). Functional dissimilarity across trophic levels as a driver of soil processes in a Mediterranean decomposer system exposed to two moisture levels. *Oikos* 000, 1–13.
- de Vries, F. T., Thébault, E., Liiri, M., Birkhofer, K., Tsiafouli, M. a., Bjørnlund, L., Bracht Jørgensen, H., Brady, M. V., Christensen, S., de Ruiter, P. C., D’Hertefeldt, T., Frouz, J., Hedlund, K., Hemerik, L., Hol, W. H. G., Hotes, S., Mortimer, S. R., Setälä, H., Sgardelis, S. P., Uteseny, K., van der Putten, W. H., Wolters, V., Bardgett, R. D. (2013). Soil food web properties explain ecosystem services across European land use systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110, 14296–301.
- Dehling, D. M., Töpfer, T., Schaefer, H. M., Jordano, P., Böhning-Gaese, K., Schleuning, M. (2014). Functional relationships beyond species richness patterns : trait matching in plant-bird mutualisms across scales. *Global Ecology and Biogeography* 23, 1085–1093.
- Digel, C., Curtsdotter, A., Riede, J., Klarner, B., Brose, U. (2014). Unravelling the complex structure of forest soil food webs : higher omnivory and more trophic levels. *Oikos* 123, 1157–1172.
- Digel, C., Riede, J. O., Brose, U. (2011). Body sizes, cumulative and allometric degree distributions across natural food webs. *Oikos* 120, 503–509.
- Dolédec, S., Chessel, D., Braak, C. J. F., Champely, S. (1996). Matching species traits to environmental variables : a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics* 3, 143–166.

- Dray, S., Dufour, A. (2007). The ade4 package : implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software* 22, 1–20.
- Eklöf, A., Helmus, M. R., Moore, M., Allesina, S. (2012). Relevance of evolutionary history for food web structure. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society* 279, 1588–96.
- Eklöf, A., Jacob, U., Kopp, J., Bosch, J., Castro-Urgal, R., Chacoff, N. P., Dalsgaard, B., de Sassi, C., Galetti, M., Guimarães, P. R., Lomáscolo, S. B., Martín González, A. M., Pizo, M. A., Rader, R., Rodrigo, A., Tylianakis, J. M., Vázquez, D. P., Allesina, S. (2013). The dimensionality of ecological networks. *Ecology Letters* 16, 577–83.
- Frainer, A., McKie, B. G., Malmqvist, B. (2014). When does diversity matter? Species functional diversity and ecosystem functioning across habitats and seasons in a field experiment. *Journal of Animal Ecology* 83, 460–469.
- Freckman, D. (1982). *Nematodes in Soil Ecosystems*. University of Texas Press, Austin.
- Gagic, V., Bartomeus, I., Jonsson, T., Taylor, A., Winqvist, C., Fischer, C., Slade, E. M., Steffan-Dewenter, I., Emmerson, M., Potts, S. G., et al. (2015). Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences* 282, 20142620.
- Ganihar, S. R. (1997). Biomass estimates of terrestrial arthropods based on body length. *Journal of Biosciences* 22, 219–224.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M. L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., Toussaint, J. P. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85, 2630–2637.
- Gower, J. C. (1966). Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika* 53, 325–338.
- Gravel, D., Albouy, C., Thuiller, W. (2016). The meaning of functional trait composition of food webs for ecosystem functioning. *Phil. Trans. R. Soc. B* 371, 20150268.

- Gravel, D., Poisot, T., Albouy, C., Velez, L., Mouillot, D. (2013). Inferring food web structure from predator–prey body size relationships. *Methods in Ecology and Evolution* 4, 1083–1090.
- Hedde, M., Bureau, F., Chauvat, M., Decaëns, T. (2010). Patterns and mechanisms responsible for the relationship between the diversity of litter macro-invertebrates and leaf degradation. *Basic and Applied Ecology* 11, 35–44.
- Hooper, D. U., Solan, M., Symstad, A., Gessner, M. O., Díaz, S., Buchmann, N., Degrange, V., Grime, J. P., Hulot, F., Roy, J., Spehn, E., Peer, L. V. (2002). Species diversity , functional diversity , and ecosystem functioning. In : Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P. (Eds.), *Biodiversity and ecosystem functioning : a current synthesis*. Vol. 17. Oxford University Press, pp. 195–208.
- Ibanez, S., Bernard, L., Coq, S., Moretti, M., Lavorel, S., Gallet, C. (2013). Herbivory differentially alters litter dynamics of two functionally contrasted grasses. *Functional Ecology* 27, 1064–1074.
- Ings, T. C., Montoya, J. M., Bascompte, J., Blüthgen, N., Brown, L., Dormann, C. F., Edwards, F., Figueroa, D., Jacob, U., Jones, J. I., Lauridsen, R. B., Ledger, M. E., Lewis, H. M., Olesen, J. M., van Veen, F. J. F., Warren, P. H., Woodward, G. (2009). Ecological networks–beyond food webs. *The Journal of animal ecology* 78, 253–69.
- Isbell, F., Calcagno, V., Hector, A., Connolly, J., Harpole, W. S., Reich, P. B., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Tilman, D., van Ruijven, J., Weigelt, A., Wilsey, B. J., Zavaleta, E. S., Loreau, M. (2011). High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature* 477, 199–202.
- Jackson, D. A. (1995). Procrustes : a procrustean randomization test of community environment concordance. *Ecoscience* 2, 297–303.

- Krasnov, B. R., Shenbrot, G. I., Khokhlova, I. S., Degen, A. A. (2016). Trait-based and phylogenetic associations between parasites and their hosts : A case study with small mammals and fleas in the Palearctic. *Oikos* 125, 29–38.
- Kunstler, G., Falster, D., Coomes, D. A., Hui, F., Kooyman, Robert, M., Laughlin, D. C., Poorter, L., Vanderwel, M., Vieilledent, G., Wright, S. J., Aiba, M., Baraloto, C., Caspersen, J., Cornelissen, J. H. C., Gourlet-Fleury, S., Hanewinkel, M., Herault, B., Kattge, J., Kurokawa, H., Onoda, Y., Penuelas, J., Poorter, H., Uriarte, M., Richardson, S., Ruiz-Benito, P. (2016). Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature* 529, 204–207.
- Laigle, I. (2017). Data from : Species traits as drivers of food web structure. <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.1sg4j>.
- Lavorel, S., Storkey, J., Bardgett, R. D., de Bello, F., Berg, M. P., Le Roux, X., Moretti, M., Mulder, C., Pakeman, R. J., Díaz, S., Harrington, R. (2013). A novel framework for linking functional diversity of plants with other trophic levels for the quantification of ecosystem services. *Journal of Vegetation Science* 24, 942–948.
- Lefcheck, J. S., Duffy, E. J. (2015). Multitrophic Functional Diversity Predicts Ecosystem Functioning in Experimental Assemblages of Estuarine Consumers. *Ecology* 96, 2973–2983.
- Liaw, A., Wiener, M. (2002). Classification and regression by randomforest. *R News* 2, 18–22.
- Loreau, M., Hector, A. (2001). Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412, 72–6.
- Martinez, N. D. (1992). Constant connectance in community food webs. *The American Naturalist* 139, 1208–1218.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in ecology & evolution* 21, 178–85.

- McIntyre, S., Lavorel, S., Landsberg, J., Forbes, T. D. A. (1999). Disturbance response in vegetation - towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science* 10, 621–630.
- Melguizo-Ruiz, N., Verdeny-Vilalta, O., Arnedo, M. A., Moya-Laraño, J. (2012). Potential drivers of spatial structure of leaf-litter food webs in south-western European beech forests. *Pedobiologia* 55, 311–319.
- Minden, V., Kleyer, M. (2011). Testing the effect–response framework : key response and effect traits determining above-ground biomass of salt marshes. *Journal of Vegetation Science* 22, 387–401.
- Mokany, K., Ash, J., Roxburgh, S. (2008). Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *Journal of Ecology* 96, 884–893.
- Montoya, D., Yallop, M., Memmott, J. (2015). Functional group diversity increases with modularity in complex food webs. *Nature Communications* 6, 7379.
- Morales-Castilla, I., Matias, M. G., Gravel, D., Araújo, M. B. (2015). Inferring biotic interactions from proxies. *Trends in ecology & evolution* 30, 347–356.
- Moretti, M., Dias, A. T. C., de Bello, F., Altermatt, F., Chown, S. L., Azcárate, F. M., Bell, J. R., Fournier, B., Hedde, M., Hortal, J., Ibanez, S., Öckinger, E., Sousa, J. P., Ellers, J., Berg, M. P. (2016). Handbook of protocols for standardized measurement of terrestrial invertebrate functional traits. *Functional Ecology* .
- Moretti, M., Legg, C. J. (2009). Combining plant and animal traits to assess community functional responses to disturbance. *Ecography* 32, 299–309.
- Mouchet, M. a., Villéger, S., Mason, N. W. H., Mouillot, D. (2010). Functional diversity measures : An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24, 867–876.

- Mouillot, D., Graham, N. a. J., Villéger, S., Mason, N. W. H., Bellwood, D. R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in ecology & evolution* 28, 167–77.
- Mouquet, N., Devictor, V., Meynard, C. N., Munoz, F., Bersier, L.-F., Chave, J., Couteron, P., Dalecky, A., Fontaine, C., Gravel, D., Hardy, O. J., Jabot, F., Lavergne, S., Leibold, M., Mouillot, D., Münkemüller, T., Pavoine, S., Prinzing, A., Rodrigues, A. S. L., Rohr, R. P., Thébault, E., Thuiller, W. (2012). Ecophylogenetics : advances and perspectives. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 87, 769–785.
- Moya-Laraño, J., Bilbao-Castro, J. R., Barrionuevo, G., Ruiz-Lupión, D., Casado, L. G., Montserrat, M., Melián, C. J., Magalhães, S. (2014). Eco-evolutionary spatial dynamics : rapid evolution and isolation explain food web persistence. In : *Advances in ecological research*. Vol. 50. Elsevier, pp. 75–143.
- Newman, M. E. J., Girvan, M. (2004). Finding and evaluating community structure in networks. *Physical Review E* 69, 1–15.
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104, 19891–19896.
- Paradis, E., Claude, J., Strimmer, K. (2004). APE : analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* 20, 289–290.
- Petchey, O. L., Gaston, K. J. (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5, 402–411.
- Peters, R. H. (1983). The ecological implications of body size. Vol. 1. Cambridge University Press.
- Pey, B., Nahmani, J., Auclerc, A., Capowiez, Y., Cluzeau, D., Cortet, J., Decaëns, T., Deharveng, L., Dubs, F., Joimel, S., Briard, C., Grumiaux, F., Laporte, M.-A., Pasquet, A., Pelosi,

- C., Pernin, C., Ponge, J.-F., Salmon, S., Santorufo, L., Hedde, M. (2014). Current use of and future needs for soil invertebrate functional traits in community ecology. *Basic and Applied Ecology* 15, 194–206.
- Poisot, T., Mouquet, N., Gravel, D. (2013). Trophic complementarity drives the biodiversity–ecosystem functioning relationship in food webs. *Ecology Letters* 16, 853–861.
- Polidori, C. (2011). Predation in the Hymenoptera : An evolutionary perspective. Transworld Research Network.
- Polis, G. a., Anderson, W. B., Holt, R. D. (1997). Toward an integration of landscape and food web ecology :The Dynamics of Spatially Subsidized Food Webs. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28, 289–316.
- Polis, G. A., Holt, R. D. (1992). Intraguild predation : the dynamics of complex trophic interactions. *Trends in Ecology & Evolution* 7, 151–154.
- R Core Team (2015). R : A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rao, C. R. (1982). Diversity : Its Measurement , Decomposition , Apportionment and Analysis. *Sankhya : The Indian Journal of Statistics, Series A (1961-2002)* 44, 1–22.
- Ridgeway, G. (2015). gbm : Generalized Boosted Regression Models. R package version 2.1.1.
- Riede, J. O., Rall, B. C., Banasek-Richter, C., Navarrete, S. A., Wieters, E. A., Emmerson, M. C., Jacob, U., Brose, U. (2010). Scaling of food-web properties with diversity and complexity across ecosystems. In : *Advances in ecological research*. Vol. 42. Elsevier, pp. 139–170.
- Rohr, R. P., Scherer, H., Kehrli, P., Mazza, C., Bersier, L.-F. (2010). Modeling food webs : exploring unexplained structure using latent traits. *The American Naturalist* 176, 170–7.

- Schleuning, M., Fründ, J., García, D. (2015). Predicting ecosystem functions from biodiversity and mutualistic networks : an extension of trait-based concepts to plant-animal interactions. *Ecography* 38, 380–392.
- Sonnier, G., Shipley, B., Navas, M.-L. (2010). Quantifying relationships between traits and explicitly measured gradients of stress and disturbance in early successional plant communities. *Journal of Vegetation Science* 21, 1014–1024.
- Spitz, J., Ridoux, V., Brind'Amour, A. (2014). Let's go beyond taxonomy in diet description : testing a trait-based approach to prey-predator relationships. *The Journal of animal ecology* 83, 1137–1148.
- Stouffer, D. B. (2010). Scaling from individuals to networks in food webs. *Functional Ecology* 24, 44–51.
- Thébault, E., Loreau, M. (2006). The relationship between biodiversity and ecosystem functioning in food webs. *Ecological Research* 21, 17–25.
- Vermaat, J. E., Dunne, J. a., Gilbert, A. J. (2009). Major dimensions in food-web structure properties. *Ecology* 90, 278–282.
- Villéger, S., Mason, N. W. H., Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89, 2290–301.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional ! *Oikos* 116, 882–892.
- Wardle, D. A. (2006). The influence of biotic interactions on soil biodiversity. *Ecology Letters* 9, 870–86.
- Williams, R. J. (2010). Simple MaxEnt models explain food web degree distributions. *Theoretical Ecology* 3, 45–52.
- Williams, R. J., Martinez, N. D. (2000). Simple rules yield complex food webs. *Nature* 404, 180–3.

CHAPITRE 3

SPECIES TRAITS AND COMMUNITY PROPERTIES EXPLAIN SPECIES EXTINCTION EFFECTS ON DETRITUS BASED FOOD WEBS

Auteurs : Idaline Laigle, Isabelle Aubin, Dominique Gravel

3.1 Description de l'article et contribution

Dans le chapitre précédent, nous avons démontré que la structure fonctionnelle d'une communauté est liée à la structure de son réseau. Dans le présent chapitre, nous cherchons à savoir quels sont les liens entre l'identité fonctionnelle d'une espèce, et sa fonction dans le réseau. L'extinction d'une espèce peut entraîner des extinctions secondaires ou des conséquences sur le fonctionnement de l'écosystème. Bien que des études théoriques, et empiriques, ont révélé certaines espèces "clé de voute" dans les sols, ces résultats sont controversés. Nous sommes encore incapables de prédire les effets d'une extinction d'espèce en fonction de ses traits. La connaissance des traits, et des valeurs de traits, qui déterminent l'effet de la perte d'espèces permettrait de mieux comprendre le fonctionnement des réseaux trophiques des sols, et de proposer des mesures de conservation généralisables à des écosystèmes variés. Répondre à cette question avec des études empiriques est très difficile étant donné la grande diversité des organismes du sol. L'utilisation de modèles de dynamique de population est efficace pour manipuler les communautés, et pour calculer des variables de fonctionnement rapidement. Cependant, les modèles actuels ne prennent pas en compte des mécanismes clés que l'on retrouve dans les sols.

Nous présentons dans ce chapitre un modèle stoechiométriquement explicite pour le carbone et l'azote dans lequel les taux métaboliques sont calculés à partir de la masse corporelle des espèces. Nous prenons également en compte les détritiques, et leur évolution au cours du processus de décomposition. À l'aide de simulations de retraits d'espèces, nous avons montré une variabilité dans les effets des retraits d'espèces sur la biomasse vivante, les détritiques et l'azote, en fonction de la communauté dans laquelle les espèces se trouvent. Nous avons également confirmé le rôle essentiel du niveau trophique, de la masse corporelle, du ratio C :N, et de la connectivité, dans la détermination des effets des retraits d'espèces. Cependant, l'intégration de la stoechiométrie et des détritiques accentue les rétroactions et les effets indirects, ce qui complexifie l'interprétation des résultats.

Ce chapitre a donc une contribution pratique en proposant un modèle concret, facilement réutilisable, ainsi qu'une contribution théorique en révélant les traits et les mécanismes clés permettant de déterminer le rôle d'une espèce dans les réseaux trophiques des sols.

J'ai conçu cette recherche avec Dominique Gravel, le modèle a été développé avec l'aide d'Isabelle Boulangeat et Matthew Talluto. Les données proviennent du laboratoire iDiv (Ulrich Brose). Le manuscrit a été révisé par Isabelle Aubin et Dominique Gravel. L'article sera soumis sous sa forme actuelle à un journal généraliste.

3.2 Abstract

Effects of species extinction on nutrient cycling in soil communities are not precisely known yet, partly because of the technical challenges of conducting species removal experiments in the field. Models simulating community dynamics are useful tools to assess species effects on ecosystem functioning. However, to date, available food web models are not appropriate to represent the soil organic matter processing chain which is key for soil dynamics. Here, we present a new model of soil food web dynamics accounting for allometric scaling of metabolic rate, and ontogeny of organic matter along with explicit representation of nitrogen and carbon flows. We used this model to determine which traits are best predictors of species effects on other species, and on nutrient cycling. To do so, we removed 161 tropho-species, one at a time, from 48 forest soil food webs, and simulated their dynamics until equilibrium. We assessed species removal effects as the relative changes between the biomasses of each component (animal, detritus, producers, microbes and nitrogen) before, and after the removal. Simulations revealed that most removals had negligible effects on the different component biomasses, however, some species characterized by their diet, body mass, C :N ratio, connectivity and resource similarity had significant effects. However, none of the removals changed the amount of available inorganic nitrogen. This result confirms the high resistance of soil food web to species extinction, resulting from high species redundancy, and the adaptability of the microbial community. Our results also highlighted that the relationships between species traits and their removal effects are not linear, and change according to food web structure and soil fertility. Moreover, the exclusion of detritus and stoichiometric constraints lead to underestimations of indirect effects and retro-actions. Additional work would be needed to incorporate complementarity between detritivores in order to better understand soil food web functioning.

3.3 Introduction

Soil communities are largely under-documented despite their importance in the provision of several ecosystem services (Bardgett et Wardle, 2010). They are affected by a wide range of anthropogenic disturbances including soil compaction, pollution, and exotic species invasion. Soil food webs, being based on detritus, have a distinct functioning relative to other types of food webs (Moore et al., 2004; Digel et al., 2014). In addition, they are composed of a wide diversity of life forms, and especially of small to microscopic organisms. These particularities lead to important feed-backs, and make the study of soil food web functioning difficult. Therefore, we still have a minimal understanding of how changes in community structure could alter ecosystem functions (Wardle, 2006; Bardgett et Wardle, 2010). Theoretical studies and mesocosm experiments have revealed key taxonomic groups related to the process of litter decomposition, but so far, we do not know which characteristics best predict the effects of a species on this process. Since functional traits can reveal generalities across ecosystems (McGill et al., 2006; Violle et al., 2007; Cardinale et al., 2012), and provide a common currency to reduce the tremendous diversity of soil food webs, it is legitimate to ask if they could be used to determine species extinction effects on soil communities.

A species effect on ecosystem processes can be direct, caused by a particular characteristic involved in a specific function, for example, a highly efficient grazer regulating bacteria, or the vertical movement of earthworms distributing organic matter in the soil profile and modifying porosity. Species effects on other species biomasses or abundances could also be indirect via trophic regulation propagating throughout the network of interactions (Montoya et al., 2009). These effects can spread in the community from the bottom to the top of the food chain, such as plant composition affecting the abundance and composition of herbivores, detritivores, predators and parasitoids (Hawes et al., 2003; Bohan et al., 2005). Alternatively, looking from the top to the bottom, Schmitz (2003; 2009) showed how predator functional type, determined mostly by hunting strategy, influences herbivores behavior, plant composition, and conse-

quently nutrient cycling. In addition, we can detect indirect effects between species due to apparent or exploitative competition for a shared consumer or resource, respectively. Indirect effects in food webs are common and are often counter-intuitive. For instance, Montoya et al. (2009) showed with soil food web models that on average, for 40% of predator-prey interactions, predators increased the equilibrium biomass of their prey instead of decreasing it. As a consequence, several authors (Raffaelli et al., 2002; Werner et Peacor, 2003; Tylianakis et al., 2008; Brose et Hillebrand, 2016) suggested that a multi-trophic assessment of community dynamics is required to understand processes involved in community assembly and ecosystem functioning.

Models of community dynamics are powerful tools to investigate how species can theoretically directly and indirectly affect each other, and how they could affect the ecosystem functioning (Duffy et al., 2007; Gravel et al., 2016). Numerous attempts have been made to build models of soil community dynamics. For instance, Hunt et al. (1987); de Ruiter et al. (1993); Hunt et Wall (2002) used models to explore the role of different taxonomic groups in the mineralization process. These models allowed a better understanding of soil functioning, but they lacked precision and reproducibility. Alternatively, Yodzis P. et Innes S. (1992) and Brose et al. (2006), developed ATN (Allometric Trophic Network) models which are based on allometric relationships (Peters, 1983; Brown et al., 2004), and represent energy flows in food webs. ATN models gain in generality building on the universal scaling of metabolic rates with body mass, but they loose realism for soils by neglecting key aspects such as stoichiometry (Daufresne et Loreau, 2001), ontogenetic decomposition process (Moore et al., 2004) and slow-fast channels (Rooney et al., 2008). Stoichiometric constraints improve the representation of consumer-resource dynamics (Elser et al., 2000), and provide a more rigorous treatment of biochemical processes by accounting for nutrient imbalances (Woodward et Hildrew, 2002; Elser et Urabe, 1999). The progressive modification of the organic matter C :N is also a key feature of the organic matter processing chain in soil food webs (Moore et al., 2004). A model incorporating those aspects of soil dynamics may facilitate the investigation of species contributions to nutrient cycling, and perhaps elucidate rules determining species extinction effects in soil food webs.

To our knowledge, the ability to determine soil species effects on ecosystem functions from functional traits has never been investigated in a multi-trophic context. The objective of our study is to assess whether we could explain a species effect on the food web from its traits and trophic position. We developed a model of soil community dynamics in which carbon and nitrogen flows are determined by stoichiometric constraints, and metabolic rates calculated from species body masses. We considered the topology of 48 forest soil food webs previously documented in Germany, along with the functional traits of 878 species composing them. We performed numerical experiments in which we removed each tropho-species one at a time, and then ran the model until equilibrium. A tropho-species is a group of functionally identical species. We computed the effect of removals on the biomasses of consumers, producers, microbes, detritus, and on inorganic nitrogen to assess species effects. Per population, and per capita effects of tropho-species were modeled as a function of the functional and trophic attributes of the removed tropho-species. We expected that body mass, C :N ratio of a tropho-species, as well as its mean functional distance from other species would determine its effect on other species, and on nitrogen mineralization.

3.4 Material & Methods

We ran numerical experiments using an empirically-derived model that simulates community dynamics of diverse soil food webs. Groups of functionally identical species were removed one at a time and their effect on N and on other species biomass were calculated. We tested whether species removal effect on the food web could be determined by species trophic and functional attributes.

3.4.1 Dynamics

The model consists of five components : producers (P), detritus (D), inorganic nitrogen (N), microbes (bacteria and fungi - M) and consumers (E). Biomass flows are divided into carbon and nitrogen flows (Figure 3.1). We present below the equations describing carbon biomass variation over time, except for inorganic nitrogen which is in mass of N. All variables are expressed in mass per unit area. Estimated parameters are presented in table 3.1.

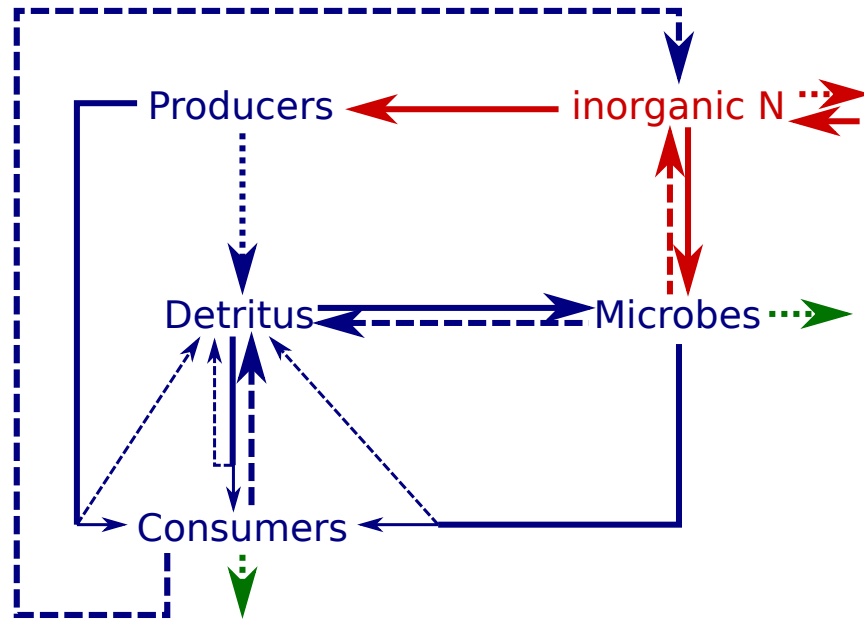


Figure 3.1 – Diagram of flows and components considered in the model. Carbon flows are represented in green, nitrogen in red, and both in blue. Dotted arrows represent litter loss, respiration and leaching ; dashed arrows represent excretion and plain arrows represent consumption or absorption.

Producers assimilate inorganic nitrogen and carbon dioxide, and loose biomass by leaf senescence and consumption. We considered that producers were not limited by light, water and CO_2 . Producer growth is described with a Monod equation (Monod, 1949) following (Tilman, 1982; Daufresne et Hedin, 2005), and is thus nitrogen limited. The model represents both the biomass of underground and aerial parts. Producer biomass production and loss are thus described as :

$$\frac{dP}{dt} = r_p \cdot P_p \cdot \frac{N}{K_p + N} - (l_p \cdot P_p) - \sum_{i=\text{consumers}} S_{pi}, \quad (3.1)$$

where r_p is the asymptotic growth rate of producer species p , P_p is producer p biomass in units of carbon, N is the inorganic nitrogen available in the soil, K_p is the half saturation constant for nitrogen of producer p , l_p is the litter loss rate of producer p and S_{pi} is the biomass of p consumed by consumer i .

Microbes consume only detritus. Microbial growth follows a modified Monod equation (Holmberg, 1982; Blagodatsky et Richter, 1998; Moorhead et Sinsabaugh, 2006), and loose carbon by respiration and predation :

$$\frac{dM_m}{dt} = r_m \cdot M_m \cdot \sum_{d=\text{detritus}} \frac{f_{md} \cdot D_d}{K_m + \sum_{d=\text{detritus}} f_{md} * D_d} - (g_m \cdot M_m) - \sum_{i=\text{consumers}} S_{mi}, \quad (3.2)$$

where r_m is microbe m asymptotic growth rate, M_m is microbe m biomass in units of carbon, f_{md} is microbe m preference for detritus d , D_d is the biomass of detritus d , K_m is microbe m 's half saturation constant for detritus, g_m is microbe m respiration rate, and S_{mi} is the biomass of microbe m consumed by consumer i . The model considers stoichiometry of C and N explicitly assuming a fixed homeostasis, as in Daufresne et Loreau (2001). Microbes absorb inorganic

nitrogen if carbon is in excess in the detritus consumed, or excrete carbon when soil nitrogen availability is too low, while they excrete nitrogen when it is in excess (McLaren et al., 1996).

Consumers feed on detritus, producers, microbes or on other consumers. Consumption rates are calculated following the work of Yodzis P. et Innes S. (1992) and Brose et al. (2006). As suggested by de Ruiter et al. (1993), consumers convert into biomass only a part of what they consume according to their assimilation efficiency (e_j), which depends on their food type (animal or non-animal), the rest being excreted and respired. Consumers dynamics are represented by :

$$\frac{dE_i}{dt} = E_i \cdot y_i \cdot z_i \cdot \sum_{j=prey} e_j \cdot \left(\frac{f_{ij} \cdot R_j^h}{B_0^h + \sum_{w=prey} f_{iw} \cdot R_w} \right) - (E_i \cdot z_i) - \sum_{j=consumers} S_{ij}, \quad (3.3)$$

where E_i is biomass of consumer i , y_i is the maximum consumption rate relative to metabolic rate of i , f_{ij} is species i preference for species j , R_j is the biomass of resource j , B_0 is the half-saturation density, h is the Hill exponent, S_{ij} is the biomass of i consumed by consumer j . z_i is the mass specific metabolic rate of consumer i calculated as :

$$z_i = x_i \cdot E_i^c, \quad (3.4)$$

where x_i is the allometric constant of consumer i , c is an allometric exponent assessed according to Reuman et al. (2009). Total carbon and nitrogen assimilated and lost are computed. Surplus of carbon or nitrogen are excreted in the detritus pool to maintain homeostasis.

Detritus input comes from leaf loss, and from microbes and consumers excretions, and losses come from consumption and leaching :

$$\frac{dD_d}{dt} = \sum_{i=consumers} H_i + \sum_{p=producers} H_p + \sum_{m=microbes} H_m - \sum_{i=consumers} S_{di} - g_d \cdot D_d, \quad (3.5)$$

where D_d is biomass of detritus d , H_i , H_p and H_m are the input from consumer i , producers p and microbes m , respectively, S_{di} is the consumption of detritus d by species i , and g_d is the leaching rate of detritus d . Detritus are divided into five different pools according to their quality as advised by Moore et al. (2004). Detritus quality is defined by their C :N ratio : $1 < C : N < 10$, $10 < C : N < 20$, $20 < C : N < 35$, $35 < C : N < 50$, No N (humus). Then, the C :N of the input is calculated to know which pool will be filled. At the end of each time step the new C :N ratio of detritus is updated to keep mass balance. We suppose a constant tree leaves input with a C :N of 26, corresponding to the mean C :N of detritus in temperate forest litter (Gloaguen et Touffet, 1982).

Inorganic nitrogen is lost by leaching and producer absorption, and filled by atmospheric deposition, as well as consumer and microbial excretion :

$$\frac{dN}{dt} = \sum_{i=consumers} X_i + \sum_{m=microbes} X_m - \sum_{p=producers} A_p + T - h \cdot N, \quad (3.6)$$

where X_i is nitrogen excreted by consumer i , X_m is nitrogen excreted by microbe m , A_p is nitrogen absorbed by producer p , T is the amount of atmospheric deposition and h is the leaching rate of nitrogen.

The model was written in C++ and the numerical integration performed with the Runge Kutta Fehlberg 78 method (Fehlberg, 1969), using the package 'odeint' (Ahnert et al., 2011).

Table 3.1 – Estimated parameters used in the model

Component	Parameter	Value	Details	Source
Producers	r_p	5,50,64,96	Producers with the lowest C :N are more performant in nitrogen rich soil, and vice versa.	
	K_p	1,2,10,30		
	l_p	0,0.5,0.4,0.2	Producers with the higher growth rate lose more leaves	
Microbes (fungi, bacteria)	r_m	668,512,256, 1536,1024,512	Microbes with the lowest C :N are more performant when detritus are rich in N, and vice versa.	
	K_m	300,125,25, 125,300,25		
	g_m	0.01,0.01,0.01, 0.1,0.1,0.1	Fungi have lower turn rates over than bacteria	(Strickland et Rousk, 2010)
Consumers	y_i	8	Determined for invertebrates	(Brose et al., 2006)
	B_0	0.5	Uniform relative consumption rate	(Brose et al., 2006)
	h	2	Functional response III	(Brose et al., 2006)
	e_i	0.85,0.65	For animal resource and others, respectively	(Brose et al., 2006)
	x_i	0.314	Determined for invertebrates	(Brose et al., 2006)
	c	- 0.25,0.06,0.96	For bodymass $< 1.10^{-5}$, $< 1.10^{-5}$ and $> 1.10^{-7}$, $> 1.10^{-10}$, respectively	(DeLong et al., 2015)
Detritus	L	30	Random	
Nitrogen	T	0.1	Random	
	h	0.1	Random	

Data

We used 48 forest soil food webs documented by Digel et al. (2014) to define the network structure, along with species body masses required to parameterize the model. These food webs were inventoried in beech and coniferous forests in Germany. Interactions were detected using a combination of methods ranging from molecular gut content analyses to cafeteria experiments, the details of which are provided in the original publication. Some species, particularly smallest ones and those at low trophic levels were not identified at the species levels. Detritus, producers and microbes were then divided in five, four and six groups (three fungi, three bacteria), respectively. The different groups have variable C :N ratios. Growth rates of producers and microbes increase inversely with their C :N ratio (Garnier et al., 2004). Producers and microbes with low C :N are more efficient in N rich systems, and species with high C :N are more efficient in N poor systems. C :N ratio of fungi and bacteria were documented from Mouginot et al. (2014), and C :N ratio of producers were documented from the TOPIC database (Traits of Plants in Canada, (Aubin et al., 2012)). Metabolic rates of consumers were assessed from their body masses measured by Digel et al. (2014), following the negative-quarter power law relationship with body mass Peters (1983), and DeLong et al. (2010). The C :N ratio of consumers were assessed according to Hunt et al. (1987) and Crotty et al. (2014). Producers and detritus with higher C :N were preferentially consumed, in comparison to ones with lower C :N.

3.4.2 Simulations and analyses

We simulated community dynamics of the 48 food webs until equilibrium (reached at least after 150 time steps), then we removed tropho-species one at a time and ran again the simulation until equilibrium (50 extra time steps). We restricted the removals to consumers. Tropho-species were composed of one to 94 functionally identical species, for a total of 161 tropho-species. Each food web was then composed of 46 to 71 consumer tropho-species. Traits considered were body mass, soil vertical position, mobility, toughness, use of poison to hunt, use of web,

and diet (see Laigle et al. (2018) for more details, and table 3.2). We added species Order (taxonomic rank) as a proxy of latent traits that are not measurable or which are the result of several traits (i.e. behavior, chemical defenses) (Rohr et al., 2010; Mouquet et al., 2012). Because of the high intra-specific variability in body mass, species were categorized in 10 body mass classes. Tropho-species were then composed of species belonging to the same Order, body-mass class, and having identical trait values. Tropho-species will be called "species" for simplification. We considered that pairs of species interacting in at least one food web, interacted with each other in all food webs if they co-occurred. Simulations were computed at high and low soil fertility, by changing N leaching rates from 0.1 to 0.5.

Table 3.2 – Description of traits (and proxies for other traits) used in the study

	Trait	Type	Description	Documentation
Observed traits	Prey capture strategy	Boolean	Web builder or not	Literature
	Poison	Boolean	Use of poison to kill prey or not	Literature
	Body mass	Continuous	Logarithm of the mass of an individual (in grams)	Measurement, literature*
	Mobility	Categorical	1 : immobile, 2 : crawling (no legs), 3 : short legs, 4 : long legs, 5 : jumping, 6 : flight	Literature
	Toughness	Categorical	0 : soft (no chitin, or few lignin), 0.5 : hard, 1 : has a shell (or is a seed)	Literature
Latent traits	Feeding guild	Boolean	Carnivore : 1/0, detritivore : 1/0, microbivore : 1/0, herbivore : 1/0	Literature
	Taxonomy	Continuous	Scores on the 2 PCoA axes of the taxonomy	Literature
	Soil vertical position	Boolean	Below soil surface : 1/0 and/or above soil surface : 1/0	Literature

* Food webs dataset and body mass measurements were provided by Digel et al. (2014). Body mass was hard to obtain from the literature ; therefore, for the independent interactions dataset we assessed body mass from body size, using documentation protocols described in Andrassy (1956); Freckman (1982) and Ganihar (1997).

The effect of a species j on component i , A_{ij} , was considered as the inverse of its removal effect, calculated as the relative change in mass of each component (fungi, bacteria, detritus, producers and consumers) and inorganic nitrogen, induced by the removal. This effect was calculated as :

$$A_{ij} = -\frac{B0_i - BR_{ij}}{B0_i}, \quad (3.7)$$

where $B0_i$ is biomass of component i at equilibrium in the entire community, and BR_{ij} is biomass of component i at equilibrium in the community without species j .

We also calculated per capita effects by dividing the net effects of the removed species by its biomass in the entire community, at equilibrium. Then, we used random forest algorithms (RF) (Breiman, 2001) to assess which traits and trophic characteristics explained species effects. RF are machine learning algorithms, which, using decision tree-like processes, find the best combination of variables and variable coefficients to explain the response variable. This method easily deals with the non-linear relationships that were expected in our investigations. We assessed the importance of species properties in the explanation of their net and per capita effects on the five components. Explanatory variables used were : food web identity, removed species traits, mean and minimum functional distance, mean trophic similarity, number of resource and number of consumer. We estimated functional distances between species by computing Gower distances (Gower, 1966) on the matrix of species traits and taxonomy. We added an index of taxonomic distance to overcome the lack of time calibrated phylogenies and the challenge of accounting simultaneously for a wide range of organisms (from bacteria to arthropods). To do so, we used the R package "ade4" (Dray et Dufour, 2007) to obtain taxonomic distances between species and then conducted a Principal Coordinates Analysis (PCoA) on taxonomic distances to record the score of each species from the first two axes. For the calculation of functional distances, the sum of variables relative weight equaled one when they were divided in more than one column. Trophic similarity was calculated as the percentage of shared resource and consumer for each pair of species. To assess RF accuracy, we calculated

the adjusted R square of the regression between observed effects and predicted effects (R_{po}). In complement, we assessed which species led to the maximum positive and negative effects on each component.

All of the analyses were performed with R (R Core Team, 2015) and the package "party" (Hothorn et al., 2006; Strobl et al., 2007; 2008).

Data deposition : Data available on Dryad (Laigle, 2017).

3.5 Results

Most species did not affect the biomass of other consumers, producers, detritus and microbes, but certain species had the highest effects in most food webs (figure 3.2). Nitrogen was not affected by any species (effects < 0.06). Fungi, however, responded greatly to the majority of species (75% of effects had an absolute value > 0.1). Species net and per capita effects on each component could be predicted accurately with their traits and trophic properties ($R_{po} > 0.70$), except their effects on fungi which depended on food webs identity. Main properties predicting species effects were their number of resources, mean trophic similarity, diet, body mass, C :N ratio, mobility and toughness (table 3.3). Herbivores, and especially species with a low body mass, toughness and similarity (mainly nematodes) decreased producers and consumers biomass (table 3.5). In most food webs, small herbivorous-detritivorous species with a C :N ratio of 5, which included enchytraeids, Sarcotiformes, and Symphypleona, had the highest negative net and per capita effects on detritus and bacteria. In general, detritivorous meso-fauna, had negative net and per capita effects on detritus, bacteria and fungi. However, various meso-microbivores often had high positive per capita effects on fungi. Small to medium strict carnivores with a low resource similarity or a high number of prey which were chilopods, Sarcotiformes and Parasitiformes had the highest positive per capita and net effects on each component (except N), in the majority of food webs. However, some of them also had the highest negative net effects on consumers.

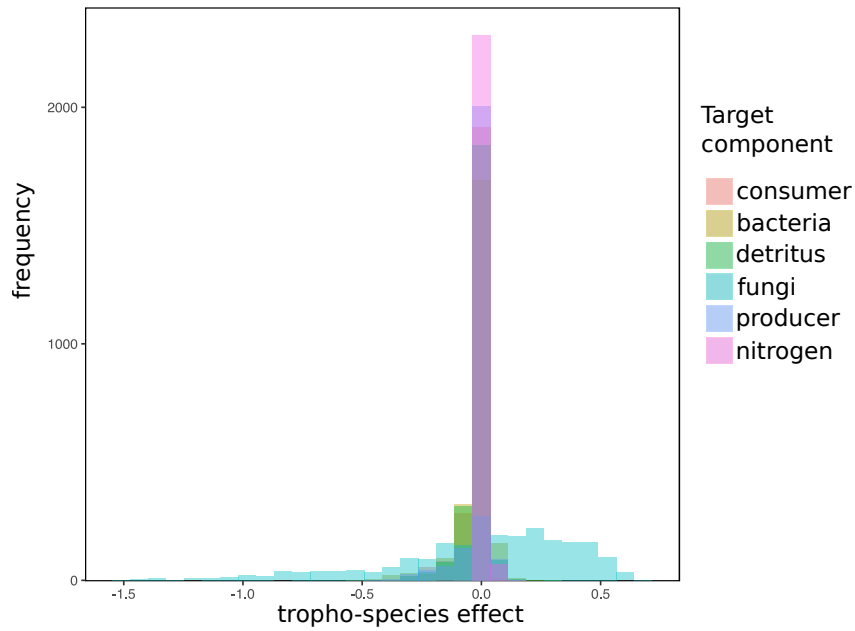


Figure 3.2 – Frequency distribution of species removals net effects on each of the five components. (distribution of per capita effects was similar).

Table 3.3 – Variables explaining 80% of species effects on each component and on N



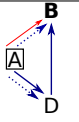



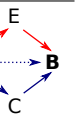
	Net						Capita					
	Det	Bac	Fun	Ani	Pla	N	Det	Bac	Fun	Ani	Pla	N
Food web			X						X			
Number of consumer												
Number of resource		X			X	X	X	X			X	
Resource similarity	X	X			X	X	X	X				
Consumer similarity	X	X		X	X	X	X	X		X	X	X
Functional distance								X				
Diet	X	X		X	X	X	X	X		X	X	X
Body mass	X	X		X		X	X	X		X		X
Mobility				X	X	X	X			X		X
Toughness	X			X	X	X	X			X	X	X
C :N	X	X		X		X	X	X		X	X	X
Rpo	0.78	0.90	0.50	0.88	0.89	0.83	0.78	0.90	0.50	0.89	0.88	0.82


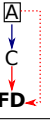

Rpo is the adjusted R square of the regression between observed and predicted values.

We synthesized different effects a species can have on others using motifs inspired from Stouffer (2010) to reveal relationships between trophic position and species effects (table 3.4). A consumer usually negatively affected its resource (motif *a*) but could also be beneficial when this consumer also consumes a resource's competitor (*b*). Motifs *a* and *b* were observed mainly when fungi responded to fungivorous oribatids, and when these latter responded to their predators (Chilopoda). A resource could increase its consumer (*d*) but also decrease it when it decreased a more productive resource, or when they also competed with each other (*c*). Motifs *c* and *d* concerned mainly the effects of herbivorous nematodes and macro-carnivores. Competitive species (exploitation) decreased their competitor (*e,g*), which happened mainly for herbivores, detritivores and microbivores. We found numerous cases of apparent competition, especially due to herbivorous nematods (*f,g*). Motif *h* occurred when species producing a great amount of detritus increased fungi. We found several cascade effects resulting from carnivores (Chilopoda, Coleoptera) which decreased microbivores and detritivores, then increased detritus and fungi (*i*). Cascade effects also came from intraguild predation (*j*). These results highlight how direct effects are combined with indirect effects.

Increasing nitrogen leaching (lower fertility) changed species effects magnitudes (table 3.5). However, changes in species effects, from high to low fertility, did not increased or decreased linearly, therefore the species which have maximum negative and positive effects in food webs were different. In general carnivore effects on basal species (producer, detritus, microbes) tended to be lower. In contrast, intermediate species effects (detritivores, fungivores and herbivores) and especially, meso-fauna, tended to be higher. In addition, we observed increasing occurrence and mean effect values of motifs *c*, *e*, *f*, *i* and *j* which may indicate an increase of resource competition, apparent competition and top down cascading effects in low fertility systems.

Table 3.4 – Motifs showing how species can directly and indirectly affect other species

Class	Diet	Status	a	b	c	d	e	f	g
Representation									
Mean net effect			0.4	-0.5	0.2	-0.3	0.4	0.4	0.2
Mean per capita effect			309.7	-746.1	28.2	-12.8	2.7	28.4	4.9
Count			7357	1681	3122	868	1590	3935	6129
Observation percentage									
micro	CR	rm	3.8	5.7	12.3	13.7	7.9	8.2	8.9
		rp	3.4	6	1.6	11.2	0.6	4	2.6
	DR	rm	3.8	5.6	10	13.4	7.9	7	8.8
		rp	0	0.1	1.5	0	0.6	0	1.8
	FR	rm	4.3	8	11.8	14.1	7.9	7.2	9
		rp	0	0.1	1.5	0	0.6	0	1.8
	HR	rm	5.8	5.6	30.7	24	8.7	41.8	15.2
		rp	0.05	0.2	1.5	0	0.8	0	2.6
meso	CR	rm	28.3	25.8	10.7	12.4	10.9	2.2	19.2
		rp	11.1	9.3	29.8	54.0	16.8	21.2	29.9
	DR	rm	25.4	23.6	12.7	15.8	59.8	21.4	48.6
		rp	11.9	2.5	8.2	2	43.6	9.6	32.4
	FR	rm	27.3	40.5	6.8	11.5	24	6.8	25.9
		rp	9.4	6.1	12.3	26.7	41.6	11.1	33.7
	HR	rm	14.3	14.6	10	1.5	31.8	21.2	32.2
		rp	4.3	2.9	2.9	9.4	20.4	2.4	16.9
macro	CR	rm	46.8	31.9	45.7	55.1	20.8	22.3	21.9
		rp	27	11.2	68.5	34	13.2	43.3	14.1
	DR	rm	11.9	21.2	9.4	19.6	24.2	18.5	21.6
		rp	11	1.1	2.7	1.4	24.5	8.8	30.5
	FR	rm	12.6	23.4	9.6	18.2	21.7	18.5	21.5
		rp	9.2	3.4	2.2	4.7	15.3	7.6	28.3
	HR	rm	13.8	9.5	14.4	18.4	22	23.7	21.3
		rp	9.1	1.4	9	4.8	8.4	0.4	19.1
fungi	NA	rp	16.7	65	0	0	15.4	10.8	0.7
detritus	NA	rp	7.6	6.5	0	0	0	4.7	0
bacteria	NA	rp	10.6	0	0	0	2.4	0.2	0
producer	NA	rp	0	0	0	0	0	0	0

h	i	j
		
-0.5	-0.3	-0.2
-11.7	-11.8	-21.5
289	1224	302
0	3.3	0
0	7.8	1.3
0	0	0
0	0.4	0
0	0.5	0.3
0	0.4	0
0	7.3	0
0	0.7	0
12.1	23.9	60.3
5.2	5.1	51.7
73	3	12.3
1.7	11.4	6.3
7.3	2.0	20.2
5.2	10.3	41.7
15.6	0.2	1.3
0	4	5.3
5.5	53.1	27.2
4.5	8.2	26.5
19.4	0.7	13.6
2.4	20	17.2
0	0.5	1
4.5	16.2	24.5
2.1	10.4	3.6
0	2.9	0
88.2	43.2	18.2
0	13	0
2.1	0	0
0	0	0

Plain arrow are direct effects, and dotted arrow are indirect effects. Blue arrows represent a negative effect and red ones are positive. The framed letter is the focus species and the bold letter is the target species. D stood for detritus, and F for fungi. We counted only effects superior to 0.1 or inferior to -0.1 which concerned 26498 pairs among the 221055. We also calculated the percentage of observation of each species involved in each motif. Sums of percentage are not equal to 100 as species can be omnivores. DR= detritivores, CR=carnivores, FR=fungivores, CR=carnivores

Table 3.5 – Number of food webs in which the removal of the group led to the highest negative effect (min) and to the highest positive effect (max) on each components

		High fertility									
Group trait Diet	Class	Producer		Detritus		Animal		Bacteria		Fungi	
		Max	Min	Max	Min	Max	Min	Max	Min	Max	Min
Carnivore	Micro				36		4		25	2	8
	Meso	46		20		40		29		10	6
	Macro	2		25		7		18		24	
Herbivore	Micro		46		36		42		25	4	9
	Meso		2		10		2		23		14
	Macro			2						4	2
Detritivore	Micro				36		4		25	2	8
	Meso	23	1	1	12		3	1	23	2	34
	Macro									2	3
Microbivore	Micro				36		4		25	3	8
	Meso	35		1			1		23	1	26
	Macro		1							1	3
		Low fertility									
Carnivore	Micro			+4	-33		-4		+18	-1	-5
	Meso	0		-10	+1	-17		-22		-1	+5
	Macro	0		+5		+5		-16	+2	-16	
Herbivore	Micro		+2	+1	+6		+4	+26	+18	+5	-6
	Meso		-2	+2	-5	+1	-2		+9	+2	0
	Macro			0		+1				-4	-1
Detritivore	Micro			+1	-33		-4		+18	-1	-4
	Meso	+22	-1	0	-7	+15	-1	+19	-20	+18	+4
	Macro					+4				-1	0
Microbivore	Micro			+1	-33		-4		+18	+1	-5
	Meso	+10		+1	+2	+24	-1	+12	-20	+3	+13
	Macro		-1							-1	0

Number of food webs in which a tropho-species of a particular size range and diet had the highest negative effect (min) and the highest positive effect (max) on each components at high fertility. At low fertility, we noted the difference in the number of food webs in which the tropho-species had the highest effects, in comparison to high fertility.

3.6 Discussion

Models of community dynamics are useful tools to better understand functioning of complex systems such as soil food webs. Using a model based on metabolic theory and stoichiometry, we simulated the dynamics of soil communities with a high resolution of consumer species. While soil food webs were particularly resistant to species extinction, we were able to outline functional groups that had higher effects than others on community productivity. However, we found that the determination of species effects from traits and topological position were also contingent on community properties.

We could identify several traits that contribute to species effects on other species and detritus. As expected, species diet mainly explained differences among species effects. Herbivores had the greatest effects on the whole food web by decreasing producers biomass. Since producers generate the litter supporting the detritus based food web, herbivores decreased the biomass of detritivores, other herbivores and their relative consumers. Body mass was the second most important trait for explaining species effects. Non-carnivores with low body mass had greater effects on the different components than other species with the same diet but larger mass. Species with low body mass, such as the omnivorous enchytraeids, have greater metabolic rates per unit of biomass, and therefore they ingest a greater amount of resource per unit of biomass than larger species. Herbivorous nematodes, having the smallest body mass, had then the greatest effects on the whole food web, as found by Hunt et Wall (2002). Their high effect however suggests that the model might miss some regulation mechanisms of this particular tropho-species, or that their low taxonomic resolution over-emphasizes their contribution to producer regulation. Carnivores with the greatest effects were not the smallest ones since body mass is also related to trophic position (Schneider et al., 2012; Laigle et al., 2018). For instance, carnivorous mites had important effects because they consumed nematodes, and then had opposite effects to herbivorous nematodes. Species toughness and mobility were also found to be important traits in the determination of species effects. However, we supposed that this importance

mainly comes from the fact that nematodes and enchytraeids are soft and have low mobility. Thus, the combination of body mass and diet partly explained species effects.

In our study, we considered observed interactions in real communities, allowing us to show that species effects are also contingent on network structure. Past studies studying species effects used simplified soil food webs (Hunt et al., 1987 ; de Ruiter et al., 1993 ; Hunt et Wall, 2002) or based their work on food webs which interactions were determined from species body masses (Brose et al., 2005 ; Berlow et al., 2009). However, in the first cases, network structure is not realistic, and in the seconds, results essentially derive from the community body mass distribution. We effectively found that body mass well predicted species effects because it determined species metabolic rates and species interaction. However, we found that trophic similarity and the number of resources explained a great part of species effects. Species with a low consumer similarity had great effects on their relative consumers as they composed a big part of their diet (Eklöf et Ebenman, 2006 ; Montoya et al., 2009). This property can also explain the important effects of nematods and enchytraeids, which had the lowest consumer similarity among all herbivores. Carnivores with the greatest effects had a high number of resources as found by Sole et Montoya (2001) and Dunne et al. (2002), but also a low resource similarity and small sizes (e.g. chilopods, Parasitiformes). These carnivores directly decreased their most abundant prey, indirectly favoring less abundant ones. Regulation of competition forces should be positive for food web productivity (Paine, 1969 ; Power et al., 1996). As the body mass of a carnivore partly determines its prey, its value related to other species body masses should capture a carnivore importance in a food web (Schneider et al., 2012). Further, Laigle et al. (2018) showed how functionally close species tend to be trophically similar. However, the low importance of functional distance in our study highlights that we are missing traits to completely represent trophic similarity. Our results then show that the determination of species effects, or key stone species must refer to a specific network structure.

Thanks to the precision and realism of our model, we also revealed that species effects in soil food webs should vary according to soil fertility and litter composition. First, fungi responses to

species, resulting from various direct and indirect effects induced by litter production, species excretion and consumption, could be explained only by food web identity. Second, C :N ratio was an important variable explaining species effects. Species with a low C :N excrete a lot when their resources have higher C :N than them, consequently they consume more than species with higher C :N to fulfill their needs. Micro- (enchytraeids) and meso-fauna (Sarcoptiformes and Symphypleona) being detritivores with a low C :N ratio had the greatest negative effects on detritus, and consequently on bacteria, as previously found (Huhta et al., 1998; Verhoef et Brussaard, 1990; Laakso et Setälä, 1999). Species effects according to their C :N should vary with their resources C :N. We can imagine a change in detritivore species importance in the decomposition process according to detritus C :N (vegetation C :N) and thus soil fertility. Third, we showed that soil fertility, seen as soil N content, can influence species effects through modification of competition pressure. In our case, competition was higher at intermediate trophic levels because producers, detritus and microbes were not identified to species level. Therefore, variation in species effects with soil fertility results from basal species responses to changes in soil fertility, competition among species, as well as their C :N ratio. The determination of species effects or key stone species must than also refer to a specific soil fertility.

The inclusion of detritus and stoichiometry in simulations of soil food webs dynamic as advised by Moore et al. (2004) enhanced species indirect effects. While the importance of indirect effects is commonly accepted, their consideration was often limited to competition regulation (Brose et al., 2005; Berlow et al., 2009; Montoya et al., 2009). In our study, detritus induced indirect effects limited the explanation of species effects on fungi, because fungi respond to species detritus production and quality, in addition to detritivores competition pressure, and fungivores consumption. Fungivores and fungi regulation by their relative consumers had been shown empirically, but their effects through excretions are less studied (Hanlon et Anderson, 1979; Visser, 1985; Salminen et al., 1997). Our results disproves the statement of Brose et al. (2005) and Berlow et al. (2009) who advanced that food web complexity limits indirect effects of species extinction, if we conceive of it as the diversity of interactions. However, we agree that soil species richness limits species extinction effects thanks to compensatory mechanisms. We

add that microbes adaptability can also buffer species extinction effects on nitrogen availability. These results are consistent with the empirical studies of Mikola et Setälä (1998) and Laakso et Setälä (1999) who found negative effects of consumers on their resource that did not cascade to nitrogen availability. We then highlighted important indirect effects due to the inclusion of litter decomposition process mechanisms.

Conclusions from such numerical experiments are contingent on the model structure, with some results being more robust than others to its assumptions. First, the resolution of basal species should be improved. Indeed, we can think that if producer and microbial species were identified, and species to species interactions more finely documented, we could better specify the role of microbivores and herbivores. Some herbivores could favor plants that produce a nitrogen-rich litter which would favor mineralization. In addition, the coarse resolution of detritus gathering as well as their interactions with detritivores, hide potential complementarity among detritivores. Complementarity and facilitation along the decomposition process were documented by several studies and may surpass competition (De Oliveira et al., 2010; Hedde et al., 2010). Meso-detritivores, meso-fungivores and microbes are the main nitrogen producers in soil food webs, and thus their interactions deserve to be more documented (Brose et Scheu, 2014).

In this study, we highlighted the importance of functional structure in food web functioning. We also showed how explicitly accounting for detritus, and carbon and nitrogen flows emphasizes the importance of feed-backs and indirect effects in detritus based food webs, which make species effects on communities hard to predict. We pointed out the importance of food web structure and soil fertility in the determination of species effects on food webs. We then helped the understanding of soil food web functioning while highlighting, in the mean time, their complexity.

3.7 References

- Ahnert, K., Mulansky, M., Simos, T., Psihoyios, G., Tsitouras, C., Anastassi, Z. (2011). Odeint – solving ordinary differential equations in c++ , 1586–1589.
- Andrassy, I. (1956). Die Rauminhalts- und Gewichtsbestimmung der Fadenwürmer (Nematoden). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 2, 1–15.
- Aubin, I., Messier, C., Gachet, S., Lawrence, K., McKenney, D., Arseneault, A., Bell, W., De Grandpré, W., Shipley, B., Ricard, J. (2012). Topic-traits of plants in canada. <http://www.nrcan.gc.ca/forests/research-centres/glfc/topic/20303>.
- Bardgett, R. D., Wardle, D. A. (2010). *Aboveground-Belowground Linkages : Biotic Interactions, Ecosystem Processes, and Global Change*. Oxford University Press.
- Berlow, E. L., Dunne, J. a., Martinez, N. D., Stark, P. B., Williams, R. J., Brose, U. (2009). Simple prediction of interaction strengths in complex food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106, 187–91.
- Blagodatsky, S., Richter, O. (1998). Microbial growth in soil and nitrogen turnover : a theoretical model considering the activity state of microorganisms. *Soil Biology and Biochemistry* 30, 1743 – 1755.
- Bohan, D. A., Boffey, C. W. H., Brooks, D. R., Clark, S. J., Dewar, A. M., Firbank, L. G., Haughton, A. J., Hawes, C., Heard, M. S., May, M. J., Osborne, J. L., Perry, J. N., Rothery, P., Roy, D. B., Scott, R. J., Squire, G. R., Woiwod, I. P., Champion, G. T. (2005). Effects on weed and invertebrate abundance and diversity of herbicide management in genetically modified herbicide-tolerant winter-sown oilseed rape. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society* 272, 463–74.
- Breiman, L. (2001). Random forests. *Machine learning* 45, 5–32.

- Brose, U., Berlow, E. L., Martinez, N. D. (2005). Scaling up keystone effects from simple to complex ecological networks. *Ecology Letters* 8, 1317–1325.
- Brose, U., Hillebrand, H. (2016). Biodiversity and ecosystem functioning in dynamic landscapes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences* 371, 20150267.
- Brose, U., Scheu, S. (2014). Into darkness : unravelling the structure of soil food webs. *Oikos* 123, 1153–1156.
- Brose, U., Williams, R. J., Martinez, N. D. (2006). Allometric scaling enhances stability in complex food webs. *Ecology Letters* 9, 1228–36.
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., West, G. B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85, 1771–1789.
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Kinzig, A. P. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486, 59–67.
- Crotty, F. V., Blackshaw, R. P., Adl, S. M., Inger, R., Murray, P. J. (2014). Divergence of feeding channels within the soil food web determined by ecosystem type. *Ecology and Evolution* 4, 1–13.
- Daufresne, T., Hedin, L. O. (2005). Plant coexistence depends on ecosystem nutrient cycles : extension of the resource-ratio theory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102, 9212–7.
- Daufresne, T., Loreau, M. (2001). Plant-herbivore interactions and ecological stoichiometry : when do herbivores determine plant nutrient limitation ? *Ecology Letters* 4, 196–206.
- De Oliveira, T., Hättenschwiler, S., Handa, I. T. (2010). Snail and millipede complementarity in decomposing Mediterranean forest leaf litter mixtures. *Functional Ecology* 24, 937–946.

- de Ruiter, P. C., Veen, J. a., Moore, J. C., Brussaard, L., Hunt, W. H. (1993). Calculation of nitrogen mineralization in soil food webs. *Plant and Soil* 157, 263–273.
- DeLong, J. P., Gilbert, B., Shurin, J. B., Savage, V. M., Barton, B. T., Clements, C. F., Dell, A. I., Greig, H. S., Harley, C. D. G., Kratina, P., McCann, K. S., Tunney, T. D., Vasseur, D. a., O'Connor, M. I. (2015). The Body Size Dependence of Trophic Cascades. *The American Naturalist* 185, 354–366.
- DeLong, J. P., Okie, J. G., Moses, M. E., Sibly, R. M., Brown, J. H. (2010). Shifts in metabolic scaling, production, and efficiency across major evolutionary transitions of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107, 12941–12945.
- Digel, C., Curtsdotter, A., Riede, J., Klarner, B., Brose, U. (2014). Unravelling the complex structure of forest soil food webs : higher omnivory and more trophic levels. *Oikos* 123, 1157–1172.
- Dray, S., Dufour, A. (2007). The ade4 package : implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*. 22, 1–20.
- Duffy, J. E., Cardinale, B. J., France, K. E., McIntyre, P. B., Thébault, E., Loreau, M. (2007). The functional role of biodiversity in ecosystems : incorporating trophic complexity. *Ecology Letters* 10, 522–538.
- Dunne, J. A., Williams, R. J., Martinez, N. D. (2002). Network structure and biodiversity loss in food webs : robustness increase with connectance. *Ecology Letters* 5, 558–567.
- Eklöf, A., Ebenman, B. (2006). Species loss and secondary extinctions in simple and complex model communities. *Journal of Animal Ecology* 75, 239–246.
- Elser, J. J., Fagan, W. F., Denno, R. F., Dobberfuhl, D. R., Folarin, A., Huberty, A., Interlandi, S., Kilham, S. S., McCauley, E., Schulz, K. L., Siemann, E. H., Sterner, R. W. (2000). Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature* 408, 578–580.

- Elser, J. J., Urabe, J. (1999). The stoichiometry of consumer-driven nutrient recycling : Theory, observations, and consequences. *Ecology* 80, 735–751.
- Fehlberg, E. (1969). Low-order classical runge-kutta formulas with stepsize control and their application to some heat transfer problems .
- Freckman, D. (1982). *Nematodes in Soil Ecosystems*. University of Texas Press, Austin.
- Ganihar, S. R. (1997). Biomass estimates of terrestrial arthropods based on body length. *Journal of Biosciences* 22, 219–224.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M. L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., Toussaint, J. P. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85, 2630–2637.
- Gloaguen, J., Touffet, J. (1982). Évolution du rapport c/n dans les feuilles et au cours de la décomposition des litières sous climat atlantique. le hêtre et quelques conifères 39, 219–230.
- Gower, J. C. (1966). Some distance properties of latent root and vector methods used in multi-variate analysis. *Biometrika* 53, 325–338.
- Gravel, D., Albouy, C., Thuiller, W. (2016). The meaning of functional trait composition of food webs for ecosystem functioning. *Phil. Trans. R. Soc. B* 371, 20150268.
- Hanlon, R., Anderson, J. (1979). The effects of collembola grazing on microbial activity in decomposing leaf litter. *Oecologia* 38, 93–99.
- Hawes, C., Haughton, a. J., Osborne, J. L., Roy, D. B., Clark, S. J., Perry, J. N., Rothery, P., Bohan, D. a., Brooks, D. R., Champion, G. T., Dewar, a. M., Heard, M. S., Woiwod, I. P., Daniels, R. E., Young, M. W., Parish, a. M., Scott, R. J., Firbank, L. G., Squire, G. R. (2003). Responses of plants and invertebrate trophic groups to contrasting herbicide regimes in the Farm Scale Evaluations of genetically modified herbicide-tolerant crops. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 358, 1899–1913.

- Hedde, M., Bureau, F., Chauvat, M., Decaëns, T. (2010). Patterns and mechanisms responsible for the relationship between the diversity of litter macro-invertebrates and leaf degradation. *Basic and Applied Ecology* 11, 35–44.
- Holmberg, A. (1982). On the practical identifiability of microbial growth models incorporating michaelis-menten type nonlinearities. *Mathematical Biosciences* 62, 23 – 43.
- Hothorn, T., Hornik, K., Zeileis, A. (2006). Unbiased recursive partitioning : A conditional inference framework. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 15, 651–674.
- Huhta, V., Persson, T., Setälä, H. M. (1998). Functional implications of soil fauna diversity in boreal forests. *Applied soil ecology* 10, 277–288.
- Hunt, H., Coleman, D., Ingham, E., Ingham, R., Elliott, E., Moore, J., Rose, S., Reid, C., Morley, C. (1987). The detrital food web in a shortgrass prairie. *Biology and Fertility of Soils* 3, 57–68.
- Hunt, W. H., Wall, D. H. (2002). Modelling the effects of loss of soil biodiversity on ecosystem function. *Global Change Biology* 8, 33–50.
- Laakso, J., Setälä, H. M. (1999). Sensitivity of primary production to changes in the architecture of belowground food webs. *Oikos* 87, 57–64.
- Laigle, I. (2017). Data from : Species traits as drivers of food web structure. <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.1sg4j>.
- Laigle, I., Aubin, I., Digel, C., Brose, U., Boulangeat, I., Gravel, D. (2018). Species traits as drivers of food web structure. *Oikos* 127, 316–326.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 178–85.
- McLaren, R. G., et al. (1996). *Soil Science, sustainable production and environmental protection*, 2nd Edition. Oxford University Press.

- Mikola, J., Setälä, H. (1998). No Evidence of Trophic Cascades in an Experimental Microbial-Based Soil Food Web. *Ecology* 79, 153–164.
- Monod, J. (1949). The growth of bacterial cultures. *Annual Reviews in Microbiology* 3, 371–394.
- Montoya, J., Woodward, G., Emmerson, M. C., Solé, R. V. (2009). Press perturbations and indirect effects in real food webs. *Ecology* 90, 2426–2433.
- Moore, J. C., Berlow, E. L., Coleman, D. C., de Ruiter, P. C., Dong, Q., Hastings, A., Johnson, N. C., McCann, K. S., Melville, K., Morin, P. J., Nadelhoffer, K. J., Rosemond, A. D., Post, D. M., Sabo, J. L., Scow, K. M., Vanni, M. J., Wall, D. H. (2004). Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters* 7, 584–600.
- Moorhead, D. L., Sinsabaugh, R. L. (2006). A theoretical model of litter decay and microbial interaction. *Ecological Monographs* 76, 151–174.
- Mouginot, C., Kawamura, R., Matulich, K. L., Berlemont, R., Allison, S. D., Amend, A. S., Martiny, A. C. (2014). Elemental stoichiometry of fungi and bacteria strains from grassland leaf litter. *Soil Biology and Biochemistry* 76, 278–285.
- Mouquet, N., Devictor, V., Meynard, C. N., Munoz, F., Bersier, L.-F., Chave, J., Couteron, P., Dalecky, A., Fontaine, C., Gravel, D., Hardy, O. J., Jabot, F., Lavergne, S., Leibold, M., Mouillot, D., Münkemüller, T., Pavoine, S., Prinzing, A., Rodrigues, A. S. L., Rohr, R. P., Thébault, E., Thuiller, W. (2012). Ecophylogenetics : advances and perspectives. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 87, 769–785.
- Paine, R. T. (1969). A note on trophic complexity and community stability. *The American Naturalist* 103, 91–93.
- Peters, R. H. (1983). The ecological implications of body size. Vol. 1. Cambridge University Press.

- Power, M. E., Tilman, D., Estes, J. A., Menge, B. A., Bond, W. J., Mills, L. S., Daily, G., Castilla, J. C., Lubchenco, J., Paine, R. T. (1996). Challenges in the Quest for Keystones. *BioScience* *46*, 609–620.
- R Core Team (2015). R : A language and environment for statistical computing. <http://www.R-project.org/>.
- Raffaelli, D., Van der Putten, W., Persson, L., Wardle, D., Petchey, O., Koricheva, J., Van Der Heijden, M., Mikola, J., Kennedy, T. (2002). Multi-trophic dynamics and ecosystem processes. *Biodiversity and Ecosystem Functioning Synthesis and Perspectives* , 147–154.
- Reuman, D. C., Mulder, C., Banašek-Richter, C., Blandenier, M.-F. C., Breure, A. M., Den Hollander, H., Kneitel, J. M., Raffaelli, D., Woodward, G., Cohen, J. E. (2009). Allometry of body size and abundance in 166 food webs. *Advances in Ecological Research* *41*, 1–44.
- Rohr, R. P., Scherer, H., Kehrli, P., Mazza, C., Bersier, L.-F. (2010). Modeling food webs : exploring unexplained structure using latent traits. *The American Naturalist* *176*, 170–7.
- Rooney, N., McCann, K. S., Moore, J. C. (2008). A landscape theory for food web architecture. *Ecology Letters* *11*, 867–881.
- Salminen, J., Setälä, H., Haimi, J. (1997). Regulation of decomposer community structure and decomposition processes in herbicide stressed humus soil. *Applied Soil Ecology* *6*, 265–274.
- Schmitz, O. J. (2003). Top predator control of plant biodiversity and productivity in an old-field ecosystem. *Ecology Letters* *6*, 156–163.
- Schmitz, O. J. (2009). Effects of predator functions on grassland ecosystems. *Ecology* *90*, 2339–2345.
- Schneider, F. D., Scheu, S., Brose, U. (2012). Body mass constraints on feeding rates determine the consequences of predator loss. *Ecology Letters* *15*, 436–443.

- Sole, R. V., Montoya, M. (2001). Complexity and fragility in ecological networks. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 268, 2039–2045.
- Stouffer, D. B. (2010). Scaling from individuals to networks in food webs. *Functional Ecology* 24, 44–51.
- Strickland, M. S., Rousk, J. (2010). Considering fungal :bacterial dominance in soils – Methods, controls, and ecosystem implications. *Soil Biology and Biochemistry* 42, 1385–1395.
- Strobl, C., Boulesteix, A.-L., Kneib, T., Augustin, T., Zeileis, A. (2008). Conditional variable importance for random forests. *BMC Bioinformatics* 9.
- Strobl, C., Boulesteix, A.-L., Zeileis, A., Hothorn, T. (2007). Bias in random forest variable importance measures : Illustrations, sources and a solution. *BMC Bioinformatics* 8.
- Tilman, D. (1982). *Resource competition and community structure*. Princeton university press.
- Tylianakis, J. M., Didham, R. K., Bascompte, J., Wardle, D. A. (2008). Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11, 1351–1363.
- Verhoef, H. a., Brussaard, L. (1990). Decomposition and Nitrogen Mineralization in Natural and Agro-Ecosystems : The Contribution of Soil Animals. *Biogeochemistry* 11, 175–211.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional ! *Oikos* 116, 882–892.
- Visser, S. (1985). Role of soil invertebrates in determining the composition of soil microbial communities. *Ecological interactions in soil* , 297–317.
- Wardle, D. A. (2006). The influence of biotic interactions on soil biodiversity. *Ecology Letters* 9, 870–86.
- Werner, E. E., Peacor, S. D. (2003). a Review of Trait-Mediated Indirect Interactions in Ecological Communities Introduction and the Conceptual Problem. *Special Feature Ecology* 84, 1083–1100.

Woodward, G., Hildrew, A. G. (2002). Food web structure in riverine landscape. *Freshwater Biology* 47, 777–798.

Yodzis P., Innes S. (1992). Body Size and Consumer-Resource Dynamics. *American Society of Naturalists* 139, 1151–1175.

CHAPITRE 4

DIRECT AND INDIRECT EFFECTS OF FOREST HARVESTING DISTURBANCE ON SOIL FOOD WEBS AND LITTER DECOMPOSITION

Auteurs : Idaline Laigle, Laurent Rousseau, Dominique Gravel, Lisa Venier, Tanya Handa, Marco Moretti, Christian Messier, Dave Morris, Paul Hazlett, Rob Fleming, Kara Webster, Isabelle Aubin

4.1 Description de l'article et contribution

Peu d'études au sujet des réponses des écosystèmes aux perturbations sont réalisées dans un cadre multitrophique. Pourtant, les perturbations entraînent des effets directs, et indirects, sur les espèces, et le fonctionnement des écosystèmes. Ces effets indirects résultent principalement des interactions entre espèces. Dans ce chapitre, nous montrons comment la coupe forestière, et les perturbations du sol affectent directement et indirectement les invertébrés du sol et les taux de décomposition de la litière.

Dans ce chapitre, nous avons révélé les mécanismes de régulation des réseaux trophiques du sol, nous permettant ainsi de mieux expliquer les effets des pratiques sylvicoles. Des études basées sur des modèles ou sur un petit nombre d'espèces ont observé une dominance d'une régulation "bottom-up". Dans ce chapitre, nous avons confirmé empiriquement ce résultat sur des communautés complètes. Plus particulièrement, nos résultats montrent que la coupe forestière et les perturbations du sol affectent principalement les espèces aux niveaux trophiques

intermédiaires (détritivores et fungivores). La perte de ces espèces dans les coupes a des répercussions significatives sur les taux de décomposition de la litière. Les espèces aux niveaux trophiques supérieurs répondent à l'abondance de leurs proies, mais ne semblent pas affecter les réponses de celles-ci. Nous avons donc pu démontrer que les études multitrophiques sont possibles grâce aux analyses de piste, qui permettent de préciser les effets directs et indirects, ainsi que les relations causales entre diverses variables biotiques et abiotiques. Les résultats de notre étude multitrophique suggèrent de limiter les perturbations des couches superficielles du sol, afin de préserver l'ensemble de la communauté du sol.

J'ai conçu cette recherche avec Isabelle Aubin et Marco Moretti. J'ai réalisé les inventaires des espèces végétales avec l'aide d'Isabelle Aubin, et des techniciens du GLFC (Service Canadien des Forêts). J'ai réalisé l'expérience de décomposition avec Laurent Rousseau. Les collaborateurs cités dans l'article ont collecté les autres données. Laurent Rousseau a également participé aux analyses statistiques. Tous les coauteurs ont contribué à l'édition de l'article. Cet article sera soumis sous sa forme actuelle à *Applied Ecology*.

4.2 Abstract

It is widely accepted that ecological interactions should be taken into consideration to fully understand the response of communities to disturbance. However, few empirical multi-trophic studies actually exist. Environmental changes affect species composition directly through habitat modification, and indirectly through changes in biotic interactions. Our objective was to investigate direct and indirect effects of disturbances on multi-trophic communities. As a case study, we analyzed the effects of three forest harvesting treatments on soil community structure, and litter decomposition. To do so, we combined trait-based approaches with structural equation modeling. Species traits document their responses to disturbance and their interactions while structural equations reveal indirect effects and causal relationships between environmental variables and functional groups. We found that forest harvesting had a bottom-up effect on

the entire community, from lower trophic levels up to top predators. Canopy removal and soil disturbance also affected litter decomposition through increasing temperature, and changes in meso-fauna and macro-detritivore composition. We discuss the importance of multi-trophic assessments to better understand biodiversity responses to environmental change. Such assessments should be supported by appropriate trait documentation to fully evaluate the effects of disturbances on species interactions.

4.3 Introduction

Studies of biodiversity response to disturbance are often focused on a single trophic level at a given point of time, neglecting potential interactions between them (Werner et Peacor, 2003 ; Barnes et al., 2016 ; Brose et Hillebrand, 2016). While it is relatively simple to appreciate the effect of ecological interactions within a trophic level, it is significantly harder to evaluate their effects across trophic levels. Multi-trophic studies require new techniques to capture the complexity of ecological network dynamics (Raffaelli et al., 2002 ; Barnes et al., 2016).

Network approaches have revealed the importance of indirect effects between species, in addition to their direct effects (Montoya et al., 2009). Species abundance is directly impacted by the abiotic environment and biotic interactions. Nonetheless, a species can also be affected by indirect interactions. For example, Hawes et al. (2003) and Bohan et al. (2005) documented cascading effects on the abundance and composition of herbivores, detritivores, predators and parasitoids resulting from changes in plant composition. Following a disturbance, predatory pressure and/or basal resource availability can be modified, which could affect bottom-up and top-down regulation (Boyce et Anderson, 1999 ; Wilmers et al., 2006 ; Elmhagen et Rushton, 2007). Environmental changes can then propagate across the network and impact overall ecosystem functioning (Pace et al., 1999 ; Raffaelli et al., 2002 ; Thébault et Loreau, 2003 ; Werner et Peacor, 2003). For instance, a change in the predator community can indirectly affect basal trophic levels by modifying prey abundance and behavior, as well as ecosystem functions, such

as litter decomposition (Schmitz, 2003 ; Schneider et Brose, 2013 ; Mulder et al., 1999). In this study, we propose that a network approach is an appropriate tool to evaluate the direct and indirect effects of disturbances on community structure, and some aspects of its functioning.

Trait-based approaches have been predominately used to understand plant community assemblages and their effects on ecosystem functioning. Traits have been linked to species interactions and to community response to the environment (McGill et al., 2006 ; Violle et al., 2007 ; Cardinale et al., 2012). As such, Lavorel et Garnier (2002) and Suding et al. (2008) proposed the response-effect trait framework. A given trait is considered as 'response' when it is indicative of performance along environmental gradients, and 'effect' when it describes the influence of an organism on its environment. To date, the response-effect trait framework has only been applied to a limited number of trophic levels, even though studies on animals are increasingly common (Moretti et al., 2013). For instance Moretti et Legg (2009) and Aubin et al. (2013) investigated co-variation in functional responses of several taxonomic groups (arthropods and plants) to disturbance. Traits can also be used to assess interactions between species in various types of interaction networks (Morales-Castilla et al., 2015 ; Bartomeus et al., 2016 ; Brousseau et al., 2018 ; Laigle et al., 2018), thereby linking the characteristics of organisms to their position in the food web. The response-effect trait framework could potentially be used to assess how species from multiple trophic levels affect each other as well as overall ecosystem function after a disturbance (Lavorel et al., 2013).

Path analysis is a powerful statistical method designed to reveal indirect relationships between a set of variables. It can reveal surprising results, and reverse interpretations based on direct relationships only (Gotelli et Ellison, 2006). For example, Frenette-Dussault et al. (2013) used Mantel partial correlations to uncover the causal structure between ant traits, vegetation traits, site aridity and browsing pressure. They showed that vegetation functional composition had a direct effect on ant community, while environment had indirect effects. Henneron et al. (2017) used structural equation modeling to highlight indirect effects of forest canopy removal on springtail functional groups, through its effect on vegetation communities. Path analyses are

particularly suitable to investigate the relative importance of direct and indirect effects of disturbances on the structure and functioning of complex food webs.

Clearcut harvesting in the boreal forest has considerable impacts on vegetation and soil communities, but causal relationships between species responses remain unknown. Movement of heavy machinery compacts soil and mixes superficial layers (Marshall, 2000 ; Frey et al., 2011). Partial or complete canopy removal results in important changes in light and soil moisture regimes (Keenan et Kimmins, 1993). Trenching, a site preparation method used to enhance planted tree growth, further disrupts soil structure and function (Schmidt et al., 1996). Harvesting residues are increasingly used for bioenergy, modifying basal resource and habitat availability for soil organisms (Riffell et al., 2011). Such disturbances affect vegetation (Olsson et Staaf, 1995) as well as a myriad of soil organisms (Riffell et al., 2011) including nematodes (George et Lindo, 2015), springtails and mites (Battigelli et al., 2004 ; Rousseau et al., 2018), ground beetles (Work et al., 2013 ; Venier et al., 2017) and microbes (Webster et al., 2016 ; Smenderovac et al., 2017). Forest harvesting can also alter litter decomposition directly through environmental changes, and indirectly through changes in soil community composition. However, studies demonstrating the effects of changes in food web structure on ecosystem functioning remain rare (Duffy et al., 2007 ; Suding et al., 2008). We consequently investigated whether a multi-trophic approach could unravel the complexity of soil community responses to disturbances and their consequences on ecosystem functions, such as litter decomposition.

The objective of this study is to investigate direct and indirect effects of different levels of canopy removal, and soil disturbance, on soil communities, and on litter decomposition. Several researchers investigated environmental and species functional responses to forest harvesting on a same experimental site, leading to an opportunity for an integrative multi-trophic analysis (Webster et al., 2016 ; Smenderovac et al., 2017 ; Venier et al., 2017 ; Rousseau et al., 2018), but see (Kwiaton et al., 2014 ; Boisvert-Marsh et al., 2016). We used microcosms of different mesh sizes to assess the effects of vegetation, forest harvesting, and fauna, on litter decomposition. We employed a network approach in conjunction with the response-effect trait

framework to provide a better understanding of the cause, and effects of changes in community structure. Using structural equation modeling, we outlined relationships between environment, functional community structure, and litter decomposition. This integrated approach was intended to disentangle direct and indirect effects that cannot be discerned without including species interactions.

Specifically, we tested whether : (1) soil disturbance affects mainly litter inhabiting species ; (2) vegetation and woody debris, as a ground cover, mitigate effects of soil disturbance on soil organisms ; (3) changes in abundance of prey affect their consumers (bottom-up control) ; (4) increasing abundance of some species negatively affects their resources, and vice-versa (top-down control) ; and (5) changing abundance of detritivores affects litter decomposition rates.

4.4 Material & Methods

4.4.1 Study site

The study took place at the Island Lake Biomass Harvest Experiment near Chapleau, Ontario, Canada (47°50'N, 83°24'W). The mean annual temperature of the region is 1.7 °C and a mean annual precipitation of 797 mm (277 cm of snowfall) (Environment Canada, 2013). For more details about the study site see Kwiaton et al. (2014). This experiment was designed to study the impact of increasing forest biomass removal on biodiversity and productivity in a jack pine-dominated forest stand (*Pinus banksiana*). The study site was occupied by a 49-year-old second growth jack pine originating from a previous clearcut harvest. The stand was harvested in winter 2010-2011 using conventional and intensive harvesting techniques. The site was replanted after site preparation (mechanical disk trenching) with jack pine and black spruce (*Picea mariana*) in 2012.

Three experimental treatments representing a gradient of disturbance intensity were implemented : i) uncut mature stand (hereafter called "uncut treatment"), ii) full-tree biomass harvesting treatment (trunk, top and branches) followed by site preparation (hereafter called "harvested treatment") , and iii) full-tree biomass harvesting followed by removal of all the organic matter, including woody debris, stumps and roots and the upper portion of the mineral soil (hereafter called "bladed treatment"). While full-tree harvesting is a common practice in Canada, the bladed treatment extends the disturbance gradient to investigate harvest associated impacts and thresholds. Moreover, such practices might be of interest in the future to exploit as much organic biomass as possible. Treatments were replicated in five 70 x 70 m plots separated by at least 25 m following a randomized block design. The uncut treatment plots were not designed to reduce edge effect, and were embedded within an 8 ha tract of uncut forest. One half of each plot of the harvested and bladed treatments was sprayed with herbicide (glyphosate, 4 L/ha), at the end of treatment implementation in 2011. Herbicide application is commonly used to limit competition from regenerating vegetation on planted trees. We investigated whether vegetation presence mitigates harvesting effects on decomposition processes. The herbicide-free area of each treatment was divided in half, creating two subplots inside which species sampling and environmental variables measurements were conducted.

4.4.2 Sampling

We sampled vascular plant species in July 2013 using a modified version of the point count technique (Fayle, 1959). We recorded plant species present inside six 15 cm points at 1 m interval along seven 8m parallel transects spaced 1 m apart, inside a 8 m x 6 m quadrat, in the center of each herbicide-free subplot, for a total of 56 points. We recorded every species with at least a fraction of its photosynthetic material inside the point. An occurrence value of 1 was attributed to species found within a point. Species that we saw present during the inventories within the 8 m x 6 m quadrat but not in the sampling points were given an occurrence value of 0.5. To obtain the relative occurrence of a given species within a quadrat (0-100 %), the sum

of its occurrences was divided by the total number of points (56), and then multiplied by 100. To describe vertical structure, we sampled vegetation by strata, for the following height : 0-50 cm, 50-100 cm, 100-500 cm. We identified understory plants at the species level following the nomenclature of Gleason et Cronquist (1963). We included all woody species with a DBH (diameter breast height) <5 cm. Upper strata were excluded from sampling.

Ground dwelling arthropods and slugs were collected every two weeks using pitfall traps (diameter 11.5 cm, depth 4.5 cm) between May 15th and August 19th 2013. Two traps per subplot (four per plot) were installed 50 cm outside the vegetation quadrat in the herbicide-free part, for a total of 60 traps (see Venier et al. (2017) for more details). They were filled with 150 ml of propylene glycol as a preservative, 150 ml of water and a small amount of detergent to break water surface tension. Traps were covered with suspended white plastic covers to prevent rainwater infiltration. We sorted specimens into four groups : ground beetles (*Coleoptera* : *Carabidae*), spiders (*Arachnida* : *Araneae*), rove beetles (*Coleoptera* : *Staphylinidae*), and macro-detritivores including millipedes (*Diplopoda*) and slugs (*Gastropoda*) and stored them in 70% ethanol. We identified ground beetles according to Lindroth et al. (1961); Lindroth et Freitag (1969), and named them using the nomenclature of Bousquet et Laroche (1993). Rove beetles were identified following Ashe (2001); Brunke et al. (2011) and Seevers et Herman (1978). Only adults spiders were identified to species according to standard literature, following the nomenclature of Paquin et Buckle (2001). Slugs and millipedes were identified using Grimm (2009) and Hoffman (1999), respectively. The two traps per subplot were pooled to generate one sample per subplot.

We standardized the samples to 700 trap days to calculate an active density index (A) calculated as follows :

$$A_i = \frac{A_{trap1,i} + A_{trap2,i}}{Number.of.trap.nights} \quad (4.1)$$

where A_{trap1} and A_{trap2} is the abundance of species i captured in trap 1 and 2, respectively, during all the season.

Springtails (*Collembola*) and oribatid mites (*Arachnida* : *Oribatida*) were collected in each herbicide-free subplot, in the undisturbed area between trenches, using one soil core (PVC corers of 5 cm diameter and 10 cm depth) from the soil surface (including litter and organomineral soil strata) (see Rousseau et al. (2018) for more details). The living moss stratum, only present in the uncut treatment, was also collected using a 10 x 10 cm square metal frame. We put each soil and moss sample into a Tullgren dry-funnel for 6 days (two days at 30 °C, two days at 35 °C and finally two days at 40 °C) in an air-conditioned room to extract meso-fauna. We covered soil mesofauna in 70% ethanol and sorted them using a dissecting microscope. Then, specimens from the moss and the soil, originating from the same subplot were pooled together and identified. We combined all samples of the same plot, and we standardized abundance per unit volume of the substratum (number of individuals per cm^3 of soil and moss strata, if present). We identified springtails according to Christiansen et Bellinger (1998); Fjellberg (1998; 2007) and Behan-Pelletier (2014); Krantz et Walter (2009) for oribatid mites. Inventories were made once in June 2013, August 2013 and May 2014. We used samples of springtails sampled in 2014 in order to be consistent with decomposition measurements; however only samples collected in 2013 were available for oribatid mites, due to time constraints.

4.4.3 Species traits

For each taxon, we selected a set of response traits or proxies considered in the literature as being sensitive to environmental changes (e.g. ecological preferences and mobility) and/or response and effect traits related to species trophic interactions (e.g. feeding guild) (see table 4.1 and appendix 1 (table C.1), for more details about the traits considered). We obtained vegetation traits from the TOPIC database (Aubin et al., 2012) to complement field measurements of traits with high intraspecific variability (e.g. leaf nutrient content and specific leaf area),

following Cornelissen et al. (2003). We obtained ground beetles and spiders traits from the CRITTER database (Handa et al., 2017). Documentation of rove beetle traits were obtained from Klimaszewski et al. (2013) and Stefani et al. (2016). Traits of springtails and oribatid mites were obtained from Rousseau et al. (*in prep*), who measured traits directly on specimens sampled on the site. We used several proxy of traits (e.g feeding guild, and ecological preferences) for macro-arthropods due to limitation in trait availability, while feeding guild and habitat preferences for meso-fauna were assessed using a combination of measured traits. Only one species of Diplopoda (*Uroblaniulus canadensis*, Prajulinae) and one species of Gastropoda (*Arion* sp, Arionidae) were recorded; therefore, no traits were considered for these groups because subsequent analyses can not be performed on a single species.

4.4.4 Environmental data

In each plot, we recorded mean and maximum soil daily temperature at a 10 cm depth with CR10x data loggers from August 21 to 27, 2014, because it was the only period when sensors ran simultaneously across all instrumented treatments (see the summary in the appendix 2 (table C.2)). Thickness of organic soil horizon (L, F, H horizons in harvested treatments and F, H horizons in the uncut) in the first 10 cm of each soil profile was recorded. We used the same soil and moss samples as meso-fauna inventories to measure several soil properties (see Rousseau et al. (2018)). We measured forest floor moisture (gravimetric water content of soil and moss) as well as soil bulk density (dried weight relative to sample volume), and forest floor pH. Before these measurements, we weighed the fresh weight of these samples (before meso-fauna extraction) and after extraction then dried these samples in an oven (24 hours at 105 °C). Soil samples were ground (< 2 mm) using a Pulverisette 6 classic line ball mill (Fritsch GmbH) prior to measuring soil pH in distilled water. We performed a principal component analysis (PCA) on organic and mineral soil horizons chemical properties, including total soil carbon, nitrogen, available potassium and phosphorus, total potassium, calcium and magnesium concentrations as well as cation exchange capacity. Site scores on the first axis of the PCA were used to define

a "Soil chemistry index". On each plot, we used fixed quadrat method to estimate the weight of three decay classes of woody debris : recent coarse woody debris ("recent CWD", $> 1cm$ diameter), decayed coarse woody debris (wood without bark) ("decayed CWD"), and fine woody debris ("FWD", $\leq 2cm$), (Kwiaton et al. (2014) for more detailed methods). Finally, we recorded moss cover and mineral soil exposure at the 56 vegetation points per subplot. Frequency of occurrence (%) of a given substrate was calculated as the proportion of points in a subplot where that substrate occurred.

Table 4.1 – Traits or proxy of traits measured or documented from the literature

Taxa	Traits related to ecological preferences	Traits related to nutrition			Other traits
Vegetation	Root depth	Surface (SLA), content (N)	Leaf	Area nitrogen	Ligneous or not, number of seeds produced in a year, lateral root extension, root depth, plant height
Springtails	Soil vertical position (euedaphic, hemiedaphic, epiedaphic)	Main feeding guild based on mouthpart morphological complexity (reduced : predator and necrophage, normal : microbivore, complex : detritivore)			Average body length
Oribatid mites	Soil vertical position (euedaphic, hemiedaphic, epiedaphic)	Main feeding guild based on chelicerae shape (compacted : detritivore, normal : microbivore, elongated : predators)			Average body length
Rove beetles	Moisture preferences	Feeding guild			Average body length, elytron length
Ground beetles	Moisture and light preferences	Feeding guild			Wing, average body length
Spiders	Moisture and light preferences	Hunting (web builders, runners)	technique		Average body length, diel activity

4.4.5 Litter decomposition

Litter decomposition was measured following Handa et al. (2014) using 15 cm diameter microcosms made from three different nylon mesh sizes to assess the role of species body sizes on decomposition. We used microcosms instead of litter bags because they can be made with larger mesh sizes without additional litter loss while limiting litter compaction in the bag. The 0.05 mm mesh sizes only allow soil micro-organisms (microbes) to enter, the 2 mm mesh sizes allow micro-organisms and meso-arthropods such as springtails and mites, and most of the soil fauna can enter inside the 5 mm mesh size microcosms. Microcosms were made from modified black plastic flowerpots. We covered the bottom and the top of the microcosms with 0.05 mm nylon mesh to allow rain to enter from the top while avoiding litter fragment loss from the bottom. We collected leaves of pin cherry (*Prunus pensylvanica*), the dominant deciduous tree species on site (cover >20 % cover on harvested plots), using litter collectors installed under *Prunus pensylvanica* trees over a two week period during the previous year fall (2013). Leaves were dried in an oven (60°C for 24 hours) and frozen during the winter. At the beginning of May 2014, we filled the microcosms with randomly mixed leaves after having weighted precisely (mg) each sample of each microcosm. We installed microcosms filled with dried leaves from May to October 2014, for a total of 144 days (based on the results of Lorenz et al. (2004)). We removed the litter under the microcosm to set the bottom of the microcosm directly on the mineral soil. Litter inside the microcosm was then on a continuous layer with the external litter, when present. We put the three microcosm mesh sizes in the non-herbicide part of each treatment replicate, giving one sample per mesh size per plot for the herbicide-free portion. We placed one 5 mm microcosm in the herbicide half of each plot to assess the effect of vegetation presence alone (not in interaction with fauna absence). We removed manually 1 m² of vegetation in the uncut treatment to simulate herbicide application. We put thermo-loggers inside microcosms present in three of the five blocks, to measure daily temperature during the decomposition experiment (Fierer et al., 2005). After collection, we dried the decayed litter in an oven (60°C during 24h), removed sand or other exogenous residues and weighted them to

assess mass loss in each microcosm. Litter decomposition was calculated as the percentage of mass lost between the first and last day in each microcosm.

4.4.6 Statistical analyses

We performed a four steps analysis (figure 4.1) to reveal direct and indirect effects of forest harvesting on soil biodiversity and litter decomposition. First, we determined environmental variables that varied between treatments. Second, we tested whether community trait composition across taxonomic groups responded to changes in the environmental variables. Third, we tested how treatments, herbicide application (vegetation presence), microcosm temperature, and soil organisms of different body size affected *Prunus pensylvanica* litter decomposition. Finally, we combined all these results into one single model to refine our hypotheses on cause and effects linking biotic, abiotic variables and litter decomposition.

In step 1, we used Variation Inflation Factors (VIF) regression (Kutner et al., 2004), to detect collinearity between standardized environmental variables. Differences in environmental variables between experimental treatments were assessed using permutational MANOVA followed by post-hoc pairwise comparisons between treatments, correcting for multiple testing (Anderson, 2001) (figure 4.1-step 1). We expected that treatments structure the effect of most environmental variables.

In step 2, we performed a RLQ analysis (Dolédec et al., 1996; Dray et Legendre, 2008) to assess how traits of different groups responded to environmental changes caused by treatments (Figure 4.1-step 2). Three taxonomic groups were gathered at a higher taxonomic resolution than the others (Class or Kingdom, instead of Order or Family) : springtails, oribatid mites and vegetation. For these groups, we added taxonomic distances to take into account non-available traits. Not all species we considered had a fully documented phylogeny to perform phylogenetic distances. We then calculated distances based on species taxonomy. We added

species taxonomic distances in the RLQ following Pavoine et al. (2011). This analysis allows us to assess whether species of the same taxonomic group respond similarly to environmental variables, without having specific trait values.

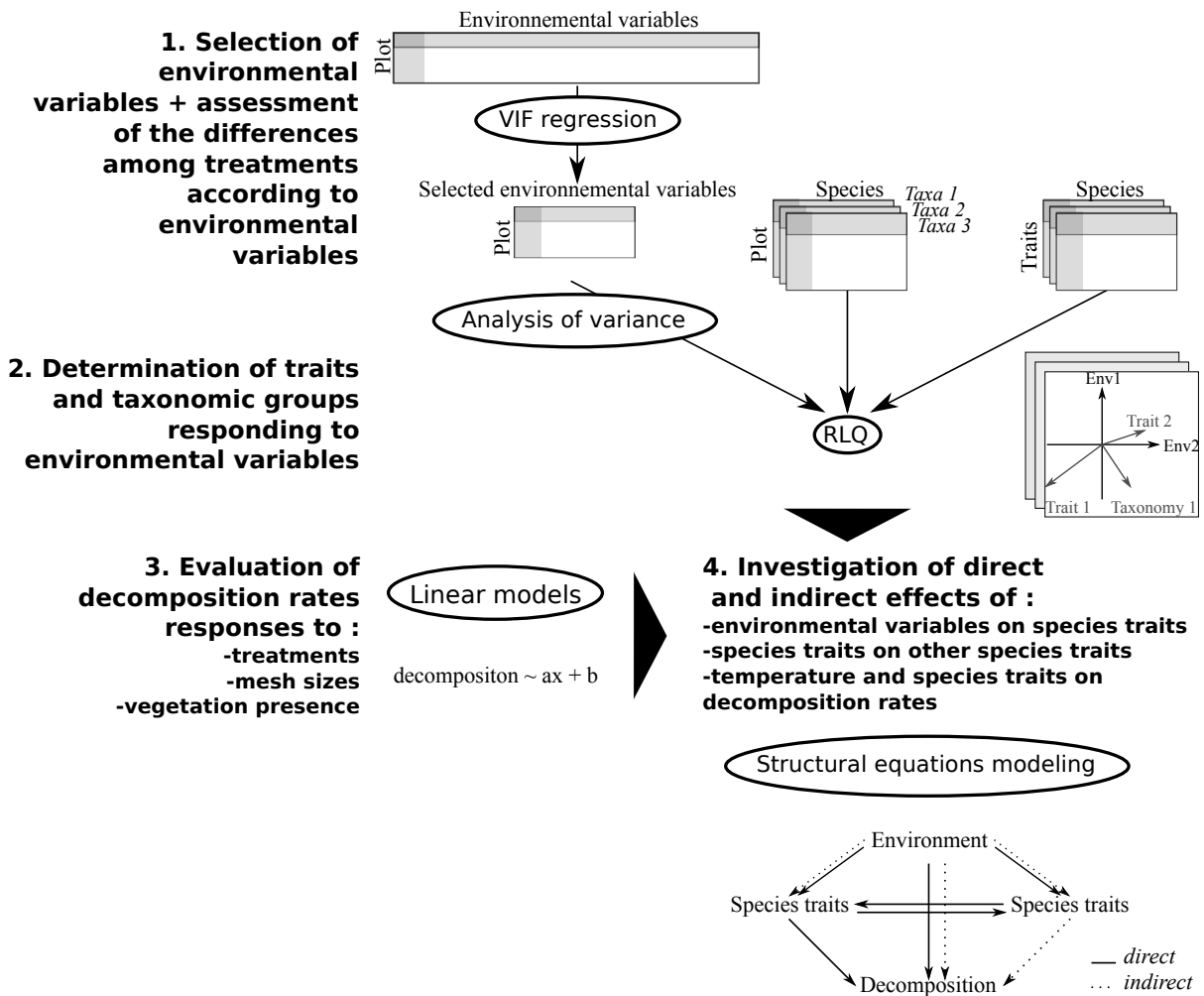


Figure 4.1 – Diagram of the steps followed in this analysis.

In step 3, we used analysis of variance (ANOVA) with orthogonal contrasts to determine whether litter decomposition changed according to i) treatment, microcosm mesh size, and their interaction, ii) vegetation presence and its interaction with treatments (Figure 4.1-step 3). Given its potential impact on litter decomposition, we tested whether temperature inside the microcosms differed between treatments and mesh sizes (Fierer et al., 2005 ; Schimel et al., 1999 ; Wan et al., 2007 ; Butenschoen et al., 2011). However, we could not perform a test of significance as the sample number was too low (three). We did not use an overall model since there was an unequal number of observations within each factor. This is because only one microcosm was placed in the herbicide part (5 mm mesh size), and all microcosms in the herbicide half of the bladed treatments were not usable. We expected that treatments with more soil disturbance would have lower litter decomposition, and that increasing mesh size would positively affect decomposition.

In step 4, results from previous steps were integrated within a multi-trophic response and effect analysis using structural equation modeling (SEM) (Grace et Keeley, 2006 ; Shipley, 2009). We investigated causality between potential consumer's traits and resource's traits, abiotic variables and litter decomposition rate (Figure 4.1-step 4) using data obtained from the herbicide-free half of the plot only. SEM analysis relies on a set of linear mixed models allowing the fixation of one variable while analyzing the variation of other variables (Shipley's direction separation, d-sep). In our analysis, the three harvesting treatments were considered as random effects. This way, correlations between variables common to all treatments are highlighted even if their coefficients differ between treatments. We proposed a full model, which was subsequently decomposed into two separate sub-models. The first sub-model was evaluated to test causal relationships between environmental variables and traits (calculated using a community weighted mean). Our hypothesis was that some species traits respond to environmental variables, while some respond to other species traits. We did not include microcosm mesh size in this sub-model as species were not inventoried inside microcosms. The second sub-model was developed to test causal relationships between species traits and environmental variables on litter decomposition. Therefore, the three microcosms present in the same subplot were related

to the same environmental variables (with the exception of microcosm temperature). When a taxonomic group was considered being unable to enter a microcosm of a given mesh size, it was given a trait value of 0. This model was comprised of one equation accounting for relationships between species, traits, and decomposition, and three equations also included in the first submodel to account for relationships between abiotic variables. The second sub-model can then be seen as nested within the first sub-model and therefore we considered both as one model in terms of their biological interpretation. The accuracy of the two models was assessed with the Fisher's C statistic compared to a Chi-squared distribution. The resulting p-value indicates the likelihood of the sum of conditional independence claims represented by the Fisher's statistic to occur by chance (a non-significant p-value means there are no major discrepancies between our model and empirical data (Grace et Keeley, 2006)). We computed the marginal and conditional R^2 (based on fixed effects only, and fixed and random effects, respectively) for each equation. Different combinations of variables were tested to evaluate variable contribution to models accuracy.

All of the analyses were performed with R (R Core Team, 2015) using the *vegan* (Oksanen et al., 2016), *ade4* (Dray et al., 2007), *lavaan* (Rosseel, 2012), *RVAideMemoire* (Hervé, 2016), *nlme* (Pinheiro et al., 2016), *SDMTTools* (VanDerWal et al., 2014), *lme4* (Bates et al., 2015), *multcomp* (Hothorn et al., 2008) and *piecewiseSEM* (Lefcheck, 2016) packages.

4.5 Results

4.5.1 Differences among treatments according to environmental variables

In step 1, we found that treatments had significant effects on measured environmental variables. Mineral soil exposure was positively correlated with pH, bulk density, and soil temperature, but negatively with soil chemical fertility (appendix 3 for the results of the vif regression). Decayed CWD, recent CWD, and FWD were combined into a single variable, woody debris,

which was not correlated with any variables. Mineral soil exposure and woody debris explained the difference between the three treatments (F-test : $p = 1.10^{-5}$, $R^2 = 0.85$). The uncut and bladed treatments were at opposite ends of the mineral soil exposure gradient, and had a low amount of woody debris. The harvested treatment, situated midway on the mineral soil exposure gradient, had the highest amount of woody debris (appendix 4). As a result, mineral soil exposure, representing soil disturbance, and woody debris mass were selected to investigate treatment effects on species.

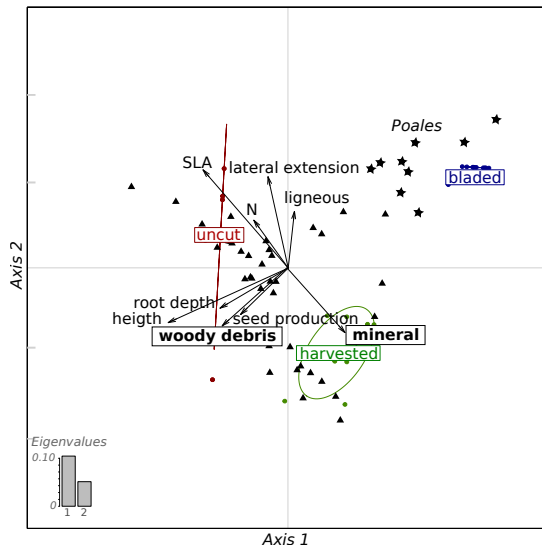
4.5.2 Trait and taxonomic group responses to environmental variables

In step 2, we showed that some traits related to habitat and feeding guild explained a large portion of species response to these two selected environmental variables (figure 4.2). Plant species with high lateral extension and SLA tended to be more negatively affected by mineral soil exposure than tall species with deep roots and/or high seed production (figure 4.2 (a)). Most meso-fauna were negatively affected by increasing soil mineral exposure, but some species with specific traits were less responsive than others. Epiedaphic springtails were less affected by soil disturbance than euedaphic, and hemiedaphic species (figure 4.2 (b)). Hemiedaphic species seems to respond positively to increasing woody debris retention. Euedaphic oribatid mites tended to be less affected than hemiedaphic and epiedaphic species (figure 4.2 (c)). Finally, ground beetles and spiders preferring shade and moist habitats were negatively affected by environmental changes resulting from forest harvesting (figure 4.2 (e,f)). In addition, the slug *Arion sp* and the millipede *U.canadensis* were abundant in the uncut treatment but almost absent in the two harvesting treatments (appendix 5).

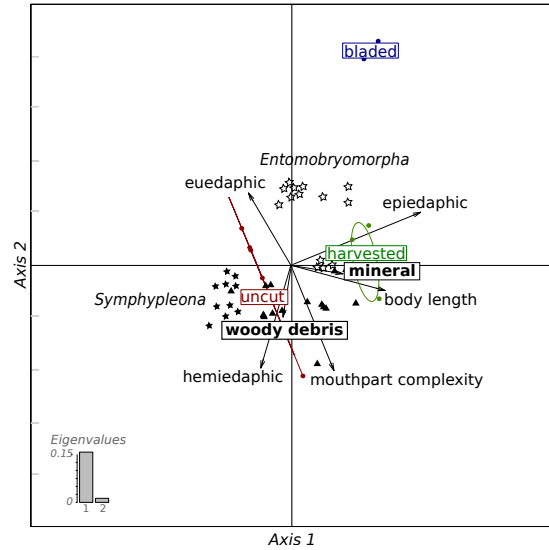
Traits related to trophic interactions were also affected by changes in environmental variables. Altered environmental conditions exerted a strong selective pressure on meso-fauna mouthpart morphology, especially for oribatid mites. Species with mouthparts associated with microbivory and carnivory were less abundant in sites with high soil mineral exposure compared to

species with mouthparts associated with detritivory. Carnivorous rove beetles were also favored by soil mineral exposure in contrast to fungivores (figure 4.2(d)). Carnivorous ground beetles were positively correlated to woody debris mass but negatively with mineral soil exposure, and granivorous ones were only found in plots with high soil mineral exposure. Finally, running spiders were favored by higher woody debris mass unlike web-builder species which dominated in the uncut treatment.

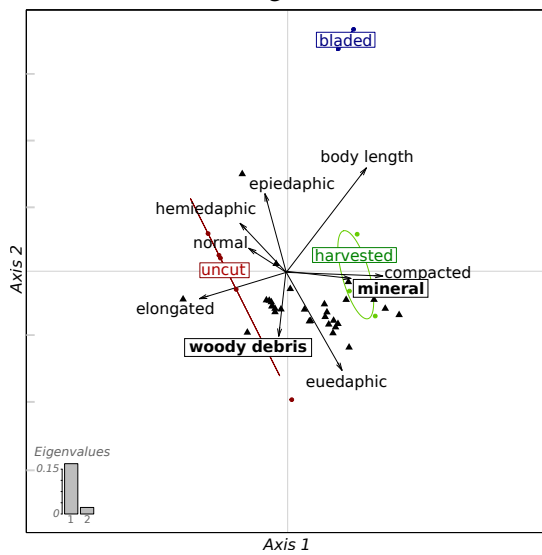
The addition of taxonomic distances in the RLQ analysis highlighted taxonomic groups that were more responsive than others, despite the lack of distinct trait values. Plant species of the class Poales were favored by mineral soil exposure, while other herbaceous species such as Asteraceae and Ericales were not, even if they share similar trait values (e.g. superficial roots and low height) (figure 4.2 (a)). Symphypleona springtails, which were all hemiedaphic, responded negatively to soil mineral exposure (figure 4.2 (b)). In contrast, the functionally heterogeneous group of Entomobryomorpha tended to be less responsive than other springtails. Because soil position of meso-fauna and feeding guild or hunting strategy of macro-arthropods responded well to environment, we selected these traits as response and effect traits in the path analysis.



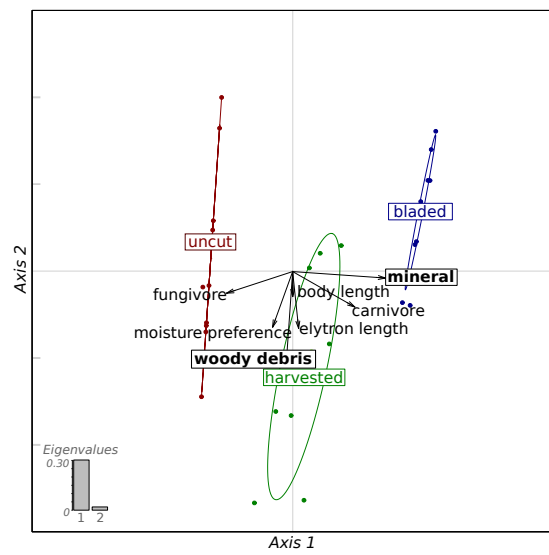
(a) Vegetation



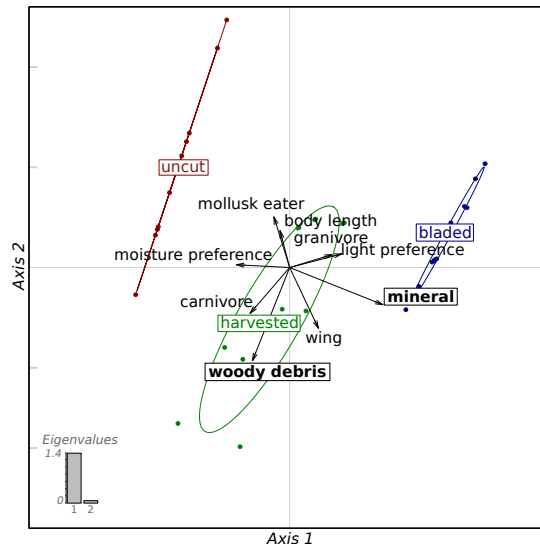
(b) Collembola



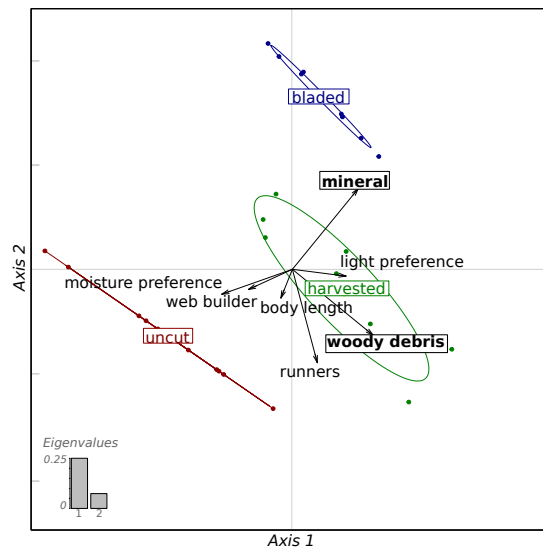
(c) Oribatid mites



(d) Rove beetles



(e) Ground beetles



(f) Spiders

Figure 4.2 – Biplots of the RLQ of each taxonomic group. a,b,c : species taxonomic distances is added in the RLQ. Triangles represent species position in the RLQ space, and plain and empty stars represent different species belonging to a same taxonomic group found responding particularly to environmental changes (written in *italic*). d,e,f : arrows represent species traits, and environmental variables (**bold**). Ellipses represent plots distribution of the sites (dots) of each treatments.

4.5.3 Evaluation of litter decomposition responses

In step 3, we found that initial (first year) decomposition of *Prunus pensylvanica* leaves were significantly affected by treatment and mesh size (figure 4.3 and appendix 6). Decomposition in the 5 mm microcosms in the uncut treatment was significantly higher than decomposition in the microcosms with a smaller mesh size ($p < 0.03$), and in the two harvested treatments ($p < 0.01$). Decomposition in the 0.05 mm and the 2 mm microcosms in the uncut treatment was significantly higher than in the 5 mm microcosms in the bladed and the full-tree harvesting treatments ($p < 0.05$). Decomposition was not affected by vegetation presence ($p = 0.70$). The temperature inside microcosms appears to be lower in the uncut treatment than in the bladed and the full-tree harvesting treatments. Temperature slightly increased only in the 0.05 mm microcosms of the bladed and the full-tree harvesting treatments, compared to the two other mesh sizes. Therefore, changes in fauna abundance seem to explain variability in litter mass loss between treatments. However, the overall change in decomposition between treatments may indicate an influence of temperature, which could be significant with higher statistical power.

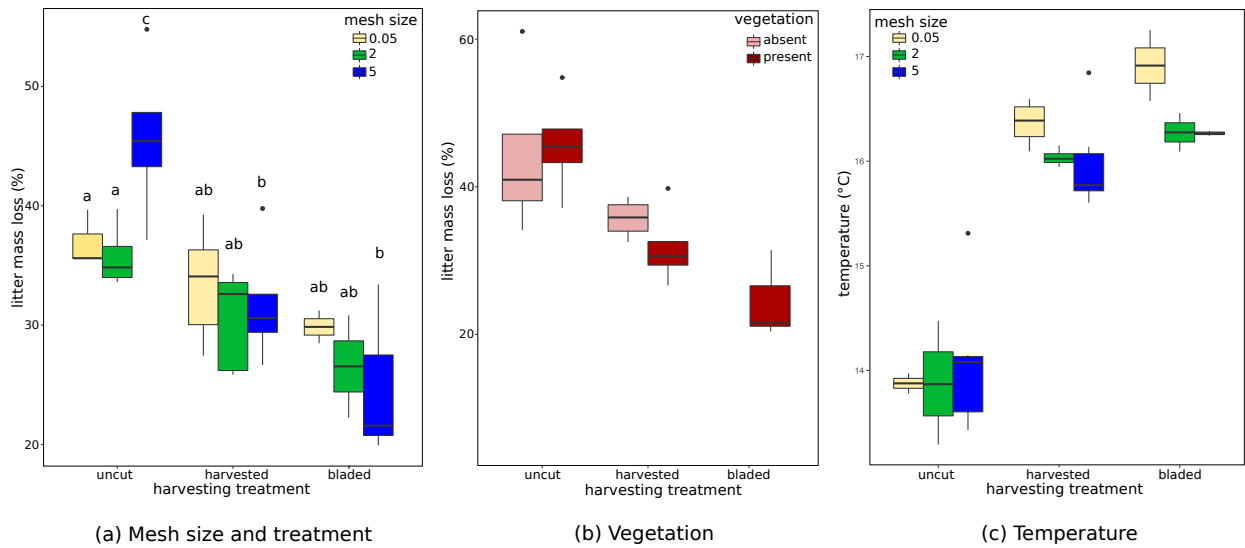


Figure 4.3 – Litter decomposition and temperature inside microcosms according to treatments and microcosm mesh sizes. (a) Effects of microcosm mesh sizes (5mm, 2mm, 0.05mm), and treatments (uncut, harvested, bladed), on litter decomposition (% mass loss) measured in the microcosm. (b) Effects of vegetation presence/absence, on decomposition rate within the three treatments. (c) Effects of microcosm mesh size, and treatment, on temperature (°C) measured inside the microcosm. The letters above each box correspond to the result of the ANOVA, and boxes that do not share any letter are significantly different.

4.5.4 Investigation of direct and indirect effects

In step 4, structural equation modeling revealed indirect effects of disturbance, cascading from lower trophic levels up to top predators. The submodel describing causality between environmental variables and species traits was accepted with a p -value of 0.75. The model describing causality between species traits, environmental variables, and litter decomposition was accepted with a p -value of 0.90. Hypotheses tested and accepted by structural equation modeling are described using a directed acyclic graph (figure 4.4). Equations (response and predictor variables), their coefficients, p -values, and R^2 are detailed in appendix 7 (table C.3).

Mineral soil exposure, which decreased slightly with increasing ligneous vegetation cover and woody debris mass, was the main factor negatively affecting euedaphic oribatid mites and fungivorous rove beetles, and positively affecting running spiders and granivorous ground beetles. Herbaceous plants, which favored web builder spiders, were less abundant where mineral soil exposure was high. *Arion sp.*, carnivorous ground beetles, and hemiedaphic springtails abundance was mainly positively related to moss cover instead of mineral cover. Coarse woody debris significantly increased running spider abundance. Running spider abundances also increased with higher abundance of hemiedaphic springtails and carnivorous rove beetle. Carnivorous ground beetles increased with higher abundance of fungivorous rove beetles and running spiders. Finally, litter decomposition was positively affected by *Arion sp.* and hemiedaphic springtails, but negatively affected by microcosm temperature and fungivorous euedaphic oribatids abundance.

All paths were significant ($p - value < 0.05$) except hemiedaphic springtails, euedaphic oribatids, and microcosm temperature effects on decomposition. Woody debris effects on moss cover and euedaphic oribatids were also not significant. However, the addition of these relationships significantly increased the $p - value$ of the model.

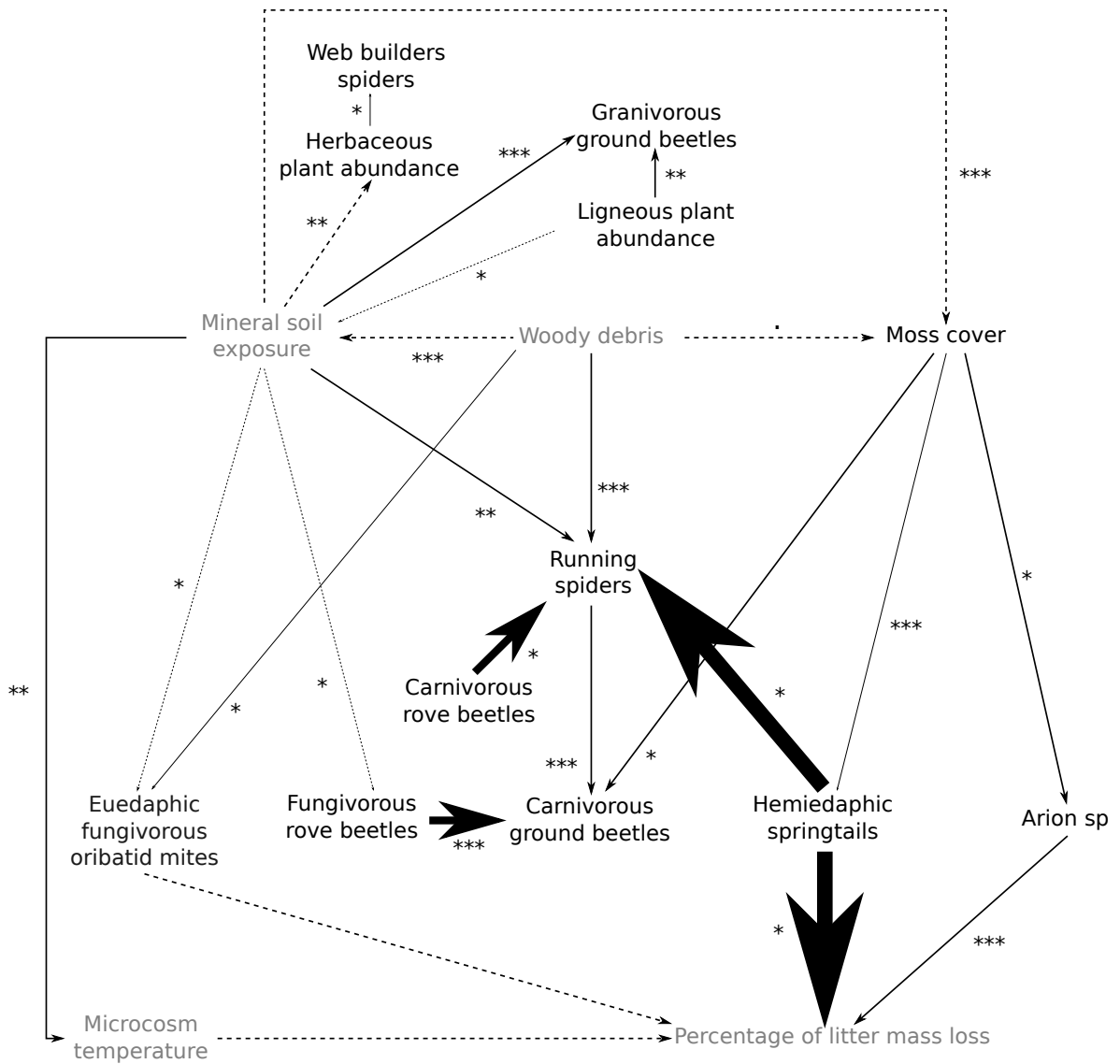


Figure 4.4 – Hypotheses verified by structural equation modeling. The width of the arrows is proportional to the coefficient estimates of the structural equation (appendix 7). Negative relationships are represented by dashed arrows while positive ones are represented by solid arrows. ***, **, *, and . indicate statistical significance at $p < 0.001$, 0.01, 0.05 and 0.10, respectively.

4.6 Discussion

In our study we combined a network approach and the response-effect trait framework to assess biodiversity responses to a major disturbance. As a case study, we investigated the short-term impacts of forest harvesting treatments on a soil food web at a site located in the eastern boreal forest of Canada. Our study provided a comprehensive understanding of how disturbance could lead to cascading effects on the whole soil community, and in turn, on ecosystem functioning.

The experiment consisted of three treatments presenting two canopy removal levels (uncut and harvested forest), and different levels of soil disturbance and woody debris retention. Canopy removal mainly increased soil temperature, while soil disturbance resulted in higher mineral soil exposure and elimination of the forest floor. Several results are coherent with previous analyses conducted independently on individual taxonomic groups, matching species traits to specific components of disturbance. For instance, tall plant species with deep roots and/or high seed production increased after forest harvesting. However, only Poales species were favored in the most disturbed site, similar to observations by Haeussler et al. (2004). The slug *Arion sp* is usually found in micro-habitats under logs and moss, away from light and water stress (Getz, 1959), possibly explaining their absence in open sites without a living moss layer. Rousseau et al. (2018) found that numerous springtail and oribatid mite species are more prevalent in the moss horizon than in mineral soil, possibly explaining why their abundance decreased with increasing soil disturbance. Moreover, hemiedaphic springtails, which were highly affected by forest harvesting, are mostly found in thick forest floors (Farská et al., 2013; Salmon et al., 2014), while epiedaphic species, which are less affected than the later, are known to be more resistant to unstable and xeric habitats (Makkonen et al. (2011); Bokhorst et al. (2012), Rousseau et al. (*in prep*)). High dispersal ability also promoted colonization by winged ground beetle species (Simons et al., 2016) in disturbed areas. Only running spiders were more prevalent in the full-tree harvesting treatment where higher amounts of woody debris provide foraging and nesting sites Varady-Szabo et Buddle (2006). Therefore, our results show that forest harvesting

have selective effects on species presenting specific values of traits associated with specific habitats, as well as dispersal ability.

There is evidence that forest harvesting also indirectly affected food web structure, by altering resource availability and upper trophic levels. As found by Aubin et al. (2013), we found that granivorous ground beetles, which can be rather opportunistic (Kulkarni et al., 2015), were positively associated with vegetation abundance in interaction with mineral soil exposure. Consistent with Chen et Wise (1999), carnivorous species (spiders and ground beetles) increased with available prey, such as rove beetles, spiders and springtails. In contrast, negative effects of predators on their prey were not shown to be significant. We also hypothesized that microbial biomass decline (Smenderovac et al., 2017) resulted in decreased abundance of fungivorous meso-fauna and rove beetles. Our results confirm a bottom-up control in soil communities, as observed by Ponsard et al. (2000); Rosemond et al. (2001); Lenoir et al. (2007).

Forest harvesting had negative indirect effects on decomposition of *Prunus pensylvanica* leaves. We found that litter decomposition in the 5 mm microcosms differed between the uncut and the two other treatments. Structural equation models revealed that litter decomposition was significantly affected by changes in fauna composition induced by forest harvesting. *Arion* sp and hemiedaphic springtails, which were highly responsive to forest harvesting, and especially by moss disappearance, were associated with decomposition. Canopy removal and mineral soil exposure increased direct solar radiation and soil temperature. Higher temperature usually results in higher decomposition rates (Anderson, 1991; Hobbie, 1996; Fierer et al., 2005), but can also be linked to lower moisture at superficial soil layers, decreasing microbial activity (Schimel et al., 1999; Wan et al., 2007; Butenschoen et al., 2011). This could explain why Smenderovac et al. (2017) observed decreasing microbial biomass in the full-tree harvesting treatment compared to the uncut treatment, and more so in the bladed. A negative effect of temperature on decomposition was detected by the structural equation model, but not clearly in the linear models. We suspect that higher temperature, and possibly higher moisture, inside the 0.05 mm microcosms, reduced our ability to detect a signal, as well as our small sample size.

However, contrary to our expectations, changes in composition and abundance of carnivorous species did not cascade down through the food chain to indirectly impact litter decomposition. It is worth noting that, in this study, we investigated decomposition of a single, but highly palatable, litter species dominant in the study area; it is reasonable to hypothesize that we could have found different results from a litter mixture or more recalcitrant litter. For instance, similar differences in decomposition rates were revealed by Prescott (1997); Symonds et al. (2013) with needle litter between uncut and harvested sites. We therefore suggest developing decomposition experiments with different litters, fauna and microbial composition, while controlling for microcosm moisture (Hedde et al., 2010; Eisenhauer et al., 2012).

Our multi-trophic approach provides a comprehensive understanding of biodiversity response to disturbance. Numerous studies have highlighted the need to incorporate interacting species to understand their direct and indirect effects on ecosystem function (Pace et al., 1999; Raffaelli et al., 2002; Thébault et Loreau, 2003; Werner et Peacor, 2003). However, to date, only theoretical studies have been able to investigate communities as networks comprised of multiple trophic levels. Studies investigating effects of fauna on decomposition were either limited to a certain number of species (De Oliveira et al., 2010) or to coarse groups of species based on their taxonomy or body-size, rather than their function (de Ruiter et al., 1993; Bradford et al., 2002; Hunt et Wall, 2002; Handa et al., 2014). We have shown how structural equation modeling can represent ecological networks composed of numerous trophic levels, in which species interactions lead to causal relationships. The integration of traits into network analyses, as proposed in this study, allowed us to simplify soil communities by grouping species into functional units and to uncover underlying mechanisms explaining their responses to disturbance. This approach also provided a more precise assessment of species function within the community and their effects on litter decomposition. Our multi-trophic analyses combine the benefits of network studies with those of the response-effect trait framework, highlighting indirect effects generated by changes in community composition. While a theoretical multi-trophic study suggested that soil communities were dominated by bottom-up control (Ponsard et al., 2000), empirical studies have only been able to support this statement with a few species

(Mikola et Setälä, 1998; Rosemond et al., 2001). Here, we empirically confirmed a bottom-up control in soil food webs by revealing cascading effects of disturbance on intermediate trophic levels, then on carnivores. This observation suggests that preserving the micro-environment necessary for species at low trophic levels will be beneficial to the entire food web, and to the maintenance of decomposition processes. This study opens new avenues for Biodiversity and Ecosystem Functioning studies to better understand the consequences of biodiversity changes on ecosystem function (Duffy et al., 2007). From an applied perspective, it can also be useful for conservation biology by targeting specific groups to monitor.

We believe that multi-trophic studies should be conducted to monitor biodiversity changes. One critical aspect that requires more work is the standardization of trait selection and measurement across taxonomic groups (Moretti et al., 2017). Diet and micro-habitat are commonly used and easy to obtain (Moretti et Legg, 2009; Aubin et al., 2013; Homburg et al., 2014). However, they should be avoided because they do not elucidate underlying processes that explain species occurrence, and introduce circularity when analyzed with environmental variables. Combinations of traits responsible for ecological preferences should be used instead. For instance, vertical position of meso-fauna is determined by a combination of traits, and is highly linked to species function Rusek (1998); Nickerl et al. (2013). Additional documentation on traits related to soil moisture requirements, such as cuticle thickness, could inform us about ecological preferences, removing the subjectivity of this proxy. Traits related to species interactions are also sorely lacking. Feeding guild, despite being a coarse and vague proxy, was the only trait available to represent trophic interactions. Further, it is important to have a homogeneous documentation of all interacting species. In our study, some species, such as flying insects and microbes, were omitted because of the challenge of identifying them, or because they were not captured in the pitfall traps. It is also possible that analyzing biodiversity responses at different taxonomic resolutions (Class, Family), as it is commonly done, affects interpretation. For instance, rove beetles and ground beetles (both *Coleoptera*) could have been studied together, despite contrasting responses. A better understanding of animal functional ecology and species interactions will certainly improve formulation of initial hypotheses needed for path analyses.

In conclusion, the complex interdependency between functional groups is difficult to unravel, but its investigation can reveal novel interpretations of biodiversity changes. We showed that forest harvesting mainly affected litter living species, which affected both carnivorous species, and litter decomposition. These consequences on biodiversity may be additive to the loss of saproxylic species (Ulyshen et Hanula, 2009; Lassauce et al., 2012), and the possible loss of nutrients (Olsson et Staaf, 1995). With the increasing interest in multi-trophic systems, this study provides a proof of concept of the utility of a multi-trophic approach.

4.7 References

- Anderson, J. (1991). The effects of climate change on decomposition processes in grassland and coniferous forests. *Ecological Applications* 1, 326–347.
- Anderson, M. J. (2001). Permutation tests for univariate or multivariate analysis of variance and regression. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58, 626–639.
- Ashe, J. (2001). Key to the tribes and genera of Nearctic Aleocharinae. CRC Press, pp. 299–374.
- Aubin, I., Messier, C., Gachet, S., Lawrence, K., McKenney, D., Arseneault, A., Bell, W., De Grandpré, W., Shipley, B., Ricard, J. (2012). Topic-traits of plants in canada. <http://www.nrcan.gc.ca/forests/research-centres/glfc/topic/20303>.
- Aubin, I., Venier, L., Pearce, J., Moretti, M. (2013). Can a trait-based multi-taxa approach improve our assessment of forest management impact on biodiversity? *Biodiversity and Conservation* 22, 2957–2975.
- Barnes, A. D., Weigelt, P., Jochum, M., Ott, D., Hodapp, D., Haneda, N. F., Brose, U. (2016). Species richness and biomass explain spatial turnover in ecosystem functioning across tropical and temperate ecosystems. *Phil. Trans. R. Soc. B* 371, 20150279.

- Bartomeus, I., Gravel, D., Tylianakis, J. M., Aizen, M., Dickie, I., Bernard-Verdier, M. (2016). A common framework for identifying rules across different types of interactions. *Functional Ecology* 10, 1–40.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67, 1–48.
- Battigelli, J. P., Spence, J. R., Langor, D. W., Berch, S. M. (2004). Short-term impact of forest soil compaction and organic matter removal on soil mesofauna density and oribatid mite diversity. *Canadian Journal of Forest Research* 1149, 1136–1149.
- Behan-Pelletier, V.M., N. R. (2014). Families and genera of Macropyline and Brachypyline oribatid mites in the USA and Canada - OSU Summer Program in Acarology. Columbus, Ohio, USA.
- Bohan, D. A., Boffey, C. W. H., Brooks, D. R., Clark, S. J., Dewar, A. M., Firbank, L. G., Haughton, A. J., Hawes, C., Heard, M. S., May, M. J., Osborne, J. L., Perry, J. N., Rothery, P., Roy, D. B., Scott, R. J., Squire, G. R., Woiod, I. P., Champion, G. T. (2005). Effects on weed and invertebrate abundance and diversity of herbicide management in genetically modified herbicide-tolerant winter-sown oilseed rape. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society* 272, 463–74.
- Boisvert-Marsh, L., Aubin, I., Fleming, R., Hazlett, P., Morris, D., Venier, L., Webster, K., Wilson, S. (2016). Site expérimental island lake sur l'impact de la récolte de biomasse : résultats préliminaires. Tech. rep.
- Bokhorst, S., Phoenix, G., Bjerke, J., Callaghan, T., Huyer-Brugman, F., Berg, M. (2012). Extreme winter warming events more negatively impact small rather than large soil fauna : shift in community composition explained by traits not taxa. *Global Change Biology* 18, 1152–1162.

- Bousquet, Y., Larochelle, A. (1993). Catalogue of the geadephaga (coleoptera : Trachypachidae, rhysodidae, carabidae including cicindelini) of america, north of mexico. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 125, 3–397.
- Boyce, M., Anderson, E. (1999). Evaluating the role of carnivores in the greater yellowstone ecosystem. *Carnivores in ecosystems : the Yellowstone experience*. Yale University Press, New Haven, Connecticut , 265–283.
- Bradford, M. A., Tordoff, G. M., Eggers, T., Jones, T. H., John, E., Newington, J. E. (2002). Microbiota , Fauna , and Mesh Size Interactions in Litter Decomposition. *Oikos* 99, 317–323.
- Brose, U., Hillebrand, H. (2016). Biodiversity and ecosystem functioning in dynamic landscapes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B : Biological Sciences* 371, 20150267.
- Brousseau, P.-M., Gravel, D., Handa, I. T. (2018). Trait matching and phylogeny as predictors of predator-prey interactions involving ground beetles. *Functional Ecology* 32, 192–202.
- Brunke, A., Newton, A., Klimaszewski, J., Majka, C., Marshall, S., et al. (2011). Staphylinidae of eastern canada and adjacent united states. key to subfamilies : Staphylininae : tribes and subtribes, and species of staphylinina. *Canadian Journal of Arthropod Identification* 12, 1–110.
- Butenschoen, O., Scheu, S., Eisenhauer, N. (2011). Interactive effects of warming, soil humidity and plant diversity on litter decomposition and microbial activity. *Soil Biology and Biochemistry* 43, 1902–1907.
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Kinzig, A. P. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486, 59–67.

- Chen, B., Wise, D. H. (1999). Bottom-up limitation of predaceous arthropods in a detritus-based terrestrial food web. *Ecology* 80, 761–772.
- Christiansen, K., Bellinger, P. (1998). The Collembola of North America north of the Rio Grande. Grinnell College, Grinnell, Iowa.
- Cornelissen, J., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D., Reich, P., Ter Steege, H., Morgan, H., Van Der Heijden, M., et al. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian journal of Botany* 51, 335–380.
- De Oliveira, T., Hättenschwiler, S., Handa, I. T. (2010). Snail and millipede complementarity in decomposing Mediterranean forest leaf litter mixtures. *Functional Ecology* 24, 937–946.
- de Ruiter, P. C., Veen, J. a., Moore, J. C., Brussaard, L., Hunt, W. H. (1993). Calculation of nitrogen mineralization in soil food webs. *Plant and Soil* 157, 263–273.
- Dolédec, S., Chessel, D., Ter Braak, C., Champely, S. (1996). Matching species traits to environmental variables : a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics* 3, 143–166.
- Dray, S., Dufour, A., Chessel, D. (2007). The ade4 package-II : Two-table and K-table methods. *R News* 7, 47–52.
- Dray, S., Legendre, P. (2008). Testing the species traits-environment relationships : the fourth-corner problem revisited. *Ecology* 89, 3400–3412.
- Duffy, J. E., Cardinale, B. J., France, K. E., McIntyre, P. B., Thébault, E., Loreau, M. (2007). The functional role of biodiversity in ecosystems : incorporating trophic complexity. *Ecology Letters* 10, 522–538.
- Eisenhauer, N., Reich, P. B., Isbell, F. (2012). Decomposer diversity and identity influence plant diversity effects on ecosystem functioning. *Ecology* 93, 2227–40.

- Elmhagen, B., Rushton, S. P. (2007). Trophic control of mesopredators in terrestrial ecosystems : top-down or bottom-up ? *Ecology Letters* 10, 197–206.
- Environment Canada (2013). National climate data and information archive. http://www.climate.weatheroffice.gc.ca/Welcome_e.html, accessed : 2013-06-26.
- Farská, J., Prejzková, K., Rusek, J. (2013). Spruce monoculture establishment affects functional traits of soil microarthropod communities. *Biologia* 68, 479–486.
- Fayle, D. (1959). The point contact method as a three-dimensional measure of ground vegetation. *The Forestry Chronicle* 35, 135–141.
- Fierer, N., Craine, J. M., McLauchlan, K., Schimel, J. P. (2005). Litter quality and the temperature sensitivity of decomposition. *Ecology* 86, 320–326.
- Fjellberg, A. (1998). The Collembola of Fennoscandia and Denmark. Part I : Poduromorpha. Brill.
- Fjellberg, A. (2007). Collembola of Fennoscandia and Denmark. Part II : Entomobryomorpha and Symphypleona. Brill.
- Frenette-Dussault, C., Shipley, B., Hingrat, Y. (2013). Linking plant and insect traits to understand multitrophic community structure in arid steppes. *Functional Ecology* 27, 786–792.
- Frey, B., Niklaus, P. a., Kremer, J., Lüscher, P., Zimmermann, S. (2011). Heavy-machinery traffic impacts methane emissions as well as methanogen abundance and community structure in oxic forest soils. *Applied and Environmental Microbiology* 77, 6060–8.
- George, P. B. L., Lindo, Z. (2015). Application of body size spectra to nematode trait-index analyses. *Soil Biology and Biochemistry* 84, 15–20.
- Getz, L. L. (1959). Notes on the ecology of slugs : *Arion circumscriptus*, *deroceras reticulatum*, and *d. laeve*. *American midland naturalist* , 485–498.

- Gleason, H. A., Cronquist, A. (1963). *Manual of Vascular Plants of Northeastern United States and Adjacent Canada*. New York : van Nostrand.
- Gotelli, N. J., Ellison, A. M. (2006). Food-web models predict species abundances in response to habitat change. *PLoS biology* 4, e324.
- Grace, J., Keeley, J. (2006). Setting expectations for the ecological condition of streams : The concept of reference condition. *Ecological Applications* 16, 1267–1276.
- Grimm, F. W. (2009). Identifying land snails and slugs in Canada : introduced species and native genera. Canadian Food Inspection Agency.
- Haeussler, S., Bartemucci, P., Bedford, L. (2004). Succession and resilience in boreal mixed-wood plant communities 15-16 years after silvicultural site preparation. *Forest Ecology and Management* 199, 349 – 370.
- Handa, I., Raymond-Léonard, L., Boisvert-Marsh, L., Dupuch, A., Aubin, I. (2017). Critter : Canadian repository of invertebrate traits and trait-like ecological records. <http://www.nrcan.gc.ca/forests/research-centres/glfc/20303>, accessed : 2017-11-25.
- Handa, I. T., Aerts, R., Berendse, F., Berg, M. P., Bruder, A., Butenschoen, O., Chauvet, E., Gessner, M. O., Jabiol, J., Makkonen, M., McKie, B. G., Malmqvist, B., Peeters, E. T. H. M., Scheu, S., Schmid, B., van Ruijven, J., Vos, V. C. A., Hättenschwiler, S. (2014). Consequences of biodiversity loss for litter decomposition across biomes. *Nature* 509, 218–221.
- Hawes, C., Haughton, a. J., Osborne, J. L., Roy, D. B., Clark, S. J., Perry, J. N., Rothery, P., Bohan, D. a., Brooks, D. R., Champion, G. T., Dewar, a. M., Heard, M. S., Woiwod, I. P., Daniels, R. E., Young, M. W., Parish, a. M., Scott, R. J., Firbank, L. G., Squire, G. R. (2003). Responses of plants and invertebrate trophic groups to contrasting herbicide regimes in the Farm Scale Evaluations of genetically modified herbicide-tolerant crops. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 358, 1899–1913.

- Hedde, M., Bureau, F., Chauvat, M., Decaëns, T. (2010). Patterns and mechanisms responsible for the relationship between the diversity of litter macro-invertebrates and leaf degradation. *Basic and Applied Ecology* 11, 35–44.
- Henneron, L., Aubert, M., Archaux, F., Bureau, F., Dumas, Y., Ningre, F., Richter, C., Balandier, P., Chauvat, M. (2017). Forest plant community as a driver of soil biodiversity : experimental evidence from collembolan assemblages through large-scale and long-term removal of oak canopy trees *Quercus petraea*. *Oikos* 126, 420–434.
- Hervé, M. (2016). Rvaidememoire : Diverse basic statistical and graphical functions. <http://CRAN.R-project.org/package=RVAideMemoire>, r package version 0.9-60.
- Hobbie, S. E. (1996). Temperature and plant species control over litter decomposition in alaskan tundra. *Ecological Monographs* 66, 503–522.
- Hoffman, R. (1999). Checklist of the millipeds of north and middle america. Virginia Museum of Natural History .
- Homburg, K., Homburg, N., Schäfer, F., Schuldt, A., Assmann, T. (2014). Carabids. org—a dynamic online database of ground beetle species traits (coleoptera, carabidae). *Insect conservation and diversity* 7, 195–205.
- Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P. (2008). Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal* 50, 346–363.
- Hunt, W. H., Wall, D. H. (2002). Modelling the effects of loss of soil biodiversity on ecosystem function. *Global Change Biology* 8, 33–50.
- Keenan, R. J., Kimmins, J. (1993). The ecological effects of clear-cutting. *Environmental Reviews* 1, 121–144.
- Klimaszewski, J., Morency, M. J., Labrie, P., Séguin, A., Langor, D., Work, T., Bourdon, C., Thiffault, E., Paré, D., Newton, A. F., Thayer, M. K. (2013). Molecular and microscopic

- analysis of the gut contents of abundant rove beetle species (Coleoptera, staphylinidae) in the boreal balsam fir forest of Quebec, Canada. *ZooKeys* 353, 1–24.
- Krantz, G. W., Walter, D. (2009). A manual of acarology. Luddbock, Texas. Texas Tech University Press.
- Kulkarni, S. S., Dosdall, L. M., Willenborg, C. J. (2015). The Role of Ground Beetles (Coleoptera : Carabidae) in Weed Seed Consumption : A Review. *Weed Science* 63, 335–376.
- Kutner, M. H., Nachtsheim, C., Neter, J. (2004). Applied linear regression models. McGraw-Hill/Irwin.
- Kwiaton, M., Hazlett, P., Morris, D., Fleming, R., Webster, K., Venier, L., Aubin, I. (2014). Island lake biomass harvest research and demonstration area : Establishment report. Tech. rep.
- Laigle, I., Aubin, I., Digel, C., Brose, U., Boulangeat, I., Gravel, D. (2018). Species traits as drivers of food web structure. *Oikos* 127, 316–326.
- Lassauce, A., Lieutier, F., Bouget, C. (2012). Woodfuel harvesting and biodiversity conservation in temperate forests : Effects of logging residue characteristics on saproxylic beetle assemblages. *Biological Conservation* 147, 204–212.
- Lavorel, S., Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits : revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16, 545–556.
- Lavorel, S., Storkey, J., Bardgett, R. D., de Bello, F., Berg, M. P., Le Roux, X., Moretti, M., Mulder, C., Pakeman, R. J., Díaz, S., Harrington, R. (2013). A novel framework for linking functional diversity of plants with other trophic levels for the quantification of ecosystem services. *Journal of Vegetation Science* 24, 942–948.
- Lefcheck, J. S. (2016). *piecwissem* : Piecewise structural equation modeling in r for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution* 7, 573–579.

- Lenoir, L., Persson, T., Bengtsson, J., Wallander, H., Wirén, A. (2007). Bottom-up or top-down control in forest soil microcosms? Effects of soil fauna on fungal biomass and C/N mineralisation. *Biology and Fertility of Soils* 43, 281–294.
- Lindroth, C. H., Freitag, R. (1969). North american ground-beetles (coleoptera, carabidae, excluding cicindelinae) described by thomas say : designation of lectotypes and neotypes. *Psyche* 76, 326–361.
- Lindroth, C. H., et al. (1961). The ground beetles (carabidae, excl. cicindelinae) of canada and alaska, part 2-6. *Opuscula Entomologica* 20.
- Lorenz, K., Preston, C. M., Krumrei, S., Feger, K. H. (2004). Decomposition of needle/leaf litter from Scots pine, black cherry, common oak and European beech at a conurbation forest site. *European Journal of Forest Research* 123, 177–188.
- Makkonen, M., Berg, M. P., Van Hal, J. R., Callaghan, T. V., Press, M. C., Aerts, R. (2011). Traits explain the responses of a sub-arctic collembola community to climate manipulation. *Soil Biology and Biochemistry* 43, 377–384.
- Marshall, V. (2000). Impacts of forest harvesting on biological processes in northern forest soils. *Forest Ecology and Management* 133, 43–60.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 178–85.
- Mikola, J., Setälä, H. (1998). No evidence of trophic cascades in an experimental microbial-based soil food web. *Ecology* 79, 153–164.
- Montoya, J., Woodward, G., Emmerson, M. C., Solé, R. V. (2009). Press perturbations and indirect effects in real food webs. *Ecology* 90, 2426–2433.
- Morales-Castilla, I., Matias, M. G., Gravel, D., Araujo, M. B. (2015). Inferring biotic interactions from proxies. *Trends in Ecology and Evolution* , 1–10.

- Moretti, M., de Bello, F., Ibanez, S., Fontana, S., Pezzatti, G. B., Dziock, F., Rixen, C., Lavelle, S. (2013). Linking traits between plants and invertebrate herbivores to track functional effects of land-use changes. *Journal of Vegetation Science* 24, 949–962.
- Moretti, M., Dias, A. T. C., de Bello, F., Altermatt, F., Chown, S. L., Azcárate, F. M., Bell, J. R., Fournier, B., Hedde, M., Hortal, J., Ibanez, S., Öckinger, E., Sousa, J. P., Ellers, J., Berg, M. P. (2017). Handbook of protocols for standardized measurement of terrestrial invertebrate functional traits. *Functional Ecology* 31, 558–567.
- Moretti, M., Legg, C. J. (2009). Combining plant and animal traits to assess community functional responses to disturbance. *Ecography* 32, 299–309.
- Mulder, C. P. H., Koricheva, J., Huss-Danell, K., Högborg, P., Joshi, J. (1999). Insects affect relationships between plant species richness and ecosystem processes. *Ecology Letters* 2, 237–246.
- Nickerl, J., Helbig, R., Schulz, H.-J., Werner, C., Neinhuis, C. (2013). Diversity and potential correlations to the function of collembola cuticle structures. *Zoomorphology* 132, 183–195.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Wagner, H. (2016). *vegan* : Community ecology package. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>, r package version 2.3-5.
- Olsson, B., Staaf, H. (1995). Influence of harvesting intensity of logging residues on ground vegetation in coniferous forests. *Journal of Applied Ecology* 32, 640–654.
- Pace, M. L., Cole, J. J., Carpenter, S. R., Kitchell, J. F. (1999). Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 14, 483–488.
- Paquin, P., Buckle, D. (2001). Contributions à la connaissance des Araignées (Arachnida, Araneae) d'Amérique du Nord. *Faberies, Supplément* 10.

- Pavoine, S., Vela, E., Gachet, S., De Bélair, G., Bonsall, M. B. (2011). Linking patterns in phylogeny, traits, abiotic variables and space : A novel approach to linking environmental filtering and plant community assembly. *Journal of Ecology* 99, 165–175.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., R Core Team (2016). nlme : Linear and non-linear mixed effects models. <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>, r package version 3.1-128.
- Ponsard, S., Arditi, R., Jost, C. (2000). Assessing top-down and bottom-up control in a litter-based soil macroinvertebrate food chain. *Oikos* 89, 524–540.
- Prescott, C. (1997). Effects of clearcutting and alternative silvicultural systems on rates of decomposition and nitrogen mineralization in a coastal montane coniferous forest. *Forest Ecology and Management* 95, 253–260.
- R Core Team (2015). R : A language and environment for statistical computing. <http://www.R-project.org/>.
- Raffaelli, D., van der Putten, W., Persson, L., Wardle, D., Petchey, O., Koricheva, J., van der Heijden, M., Mikola, J., Kennedy, T. (2002). Multi-trophic dynamics and ecosystem processes. Oxford University Press, pp. 147–154.
- Riffell, S., Verschuyt, J., Miller, D., Wigley, T. B. (2011). Biofuel harvests, coarse woody debris, and biodiversity, A meta-analysis. *Forest Ecology and Management* 261, 878–887.
- Rosemond, A. D., Pringle, C. M., Ramírez, A., Paul, M. J. (2001). A test of top-down and bottom-up control in a detritus-based food web. *Ecology* 82, 2279–2293.
- Rosseel, Y. (2012). lavaan : An R package for structural equation modeling. *Journal of Statistical Software* 48, 1–36.
- Rousseau, L., Venier, L., Hazlett, P., Fleming, R., Morris, D., Handa, I. T. (2018). Forest floor mesofauna communities respond to a gradient of biomass removal and soil disturbance in

- a boreal jack pine (*pinus banksiana*) stand of northeastern ontario (canada). *Forest Ecology and Management* 407, 155 – 165.
- Rusek, J. (1998). Biodiversity of collembola and their functional role in the ecosystem. *Biodiversity and Conservation* 7, 1207–1219.
- Salmon, S., Ponge, J.-F., Gachet, S., Deharveng, L., Lefebvre, N., Delabrosse, F. (2014). Linking species, traits and habitat characteristics of collembola at european scale. *Soil Biology and Biochemistry* 75, 73–85.
- Schimel, J. P., Gullledge, J. M., Clein-Curley, J. S., Lindstrom, J. E., Braddock, J. F. (1999). Moisture effects on microbial activity and community structure in decomposing birch litter in the Alaskan taiga. *Soil Biology and Biochemistry* 31, 831–838.
- Schmidt, M., Macdonald, S., Rothwell, R. L. (1996). Impacts of harvesting and mechanical site preparation on soil compaction properties on mixed-wood boreal forest sites in Alberta. *Forest Ecology and Management* 76, 531–540.
- Schmitz, O. J. (2003). Top predator control of plant biodiversity and productivity in an old-field ecosystem. *Ecology Letters* 6, 156–163.
- Schneider, F. D., Brose, U. (2013). Beyond diversity : how nested predator effects control ecosystem functions. *Journal of animal ecology* 82, 64–71.
- Seevers, C. H., Herman, L. H. (1978). A generic and tribal revision of the north american aleocharinae (coleoptera : Staphylinidae). *Fieldiana. Zoology (USA)*. no. 71. .
- Shipley, B. (2009). Confirmatory path analysis in a generalized multilevel context. *Ecology* 90, 363–368.
- Simons, N., Weisser, W., Gossner, M. (2016). Multi-taxa approach shows consistent shifts in arthropod functional traits along grassland land-use intensity gradient. *Ecology* 97, 754–764.

- Smenderovac, E. E., Webster, K., Caspersen, J., Morris, D., Hazlett, P., Basiliko, N. (2017). Does intensified boreal forest harvesting impact soil microbial community structure and function? *Canadian Journal of Forest Research* 47, 916–925.
- Stefani, F. O. P., Klimaszewski, J., Morency, M. J., Bourdon, C., Labrie, P., Blais, M., Venier, L., Séguin, A. (2016). Fungal community composition in the gut of rove beetles (Coleoptera : Staphylinidae) from the Canadian boreal forest reveals possible endosymbiotic interactions for dietary needs. *Fungal Ecology* 23, 164–171.
- Suding, K. N., Lavorel, S., Chapin, F. S., Cornelissen, J. H. C., Díaz, S., Garnier, E., Goldberg, D., Hooper, D. U., Jackson, S. T., Navas, M.-L. (2008). Scaling environmental change through the community-level : a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology* 14, 1125–1140.
- Symonds, J., Morris, D. M., Kwiaton, M. M. (2013). Effect of harvest intensity and soil moisture regime on the decomposition and release of nutrients from needle and twig litter in northwestern ontario. *Boreal Environment Research* 18, 401–414.
- Thébault, E., Loreau, M. (2003). Food-web constraints on biodiversity-ecosystem functioning relationships. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100, 14949–54.
- Ulyshen, M. D., Hanula, J. L. (2009). Habitat associations of saproxylic beetles in the southeastern united states : a comparison of forest types, tree species and wood postures. *Forest Ecology and Management* 257, 653–664.
- VanDerWal, J., Falconi, L., Januchowski, S., Shoo, L., Storlie, C. (2014). Sdmtools : Species distribution modelling tools : Tools for processing data associated with species distribution modelling exercises. <http://CRAN.R-project.org/package=SDMTools>, r package version 1.1-221.
- Varady-Szabo, H., Buddle, C. M. (2006). On the relationships between ground-dwelling spider

- (araneae) assemblages and dead wood in a northern sugar maple forest. *Biodiversity and Conservation* 15, 4119–4141.
- Venier, L., Work, T., Klimaszewski, J., Morris, D. M., Bowden, J., Kwiaton, M. M., Webster, K., Hazlett, P. (2017). Ground-dwelling arthropod response to fire and clearcutting in jack pine : implications for ecosystem management. *Canadian Journal of Forest Research* 47, 1614–1631.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional ! *Oikos* 116, 882–892.
- Wan, S., Norby, R. J., Ledford, J., Weltzin, J. F. (2007). Responses of soil respiration to elevated co₂, air warming, and changing soil water availability in a model old-field grassland. *Global Change Biology* 13, 2411–2424.
- Webster, K. L., Wilson, S. A., Hazlett, P. W., Fleming, R. L., Morris, D. M. (2016). Soil CO₂ ef- flux and net ecosystem exchange following biomass harvesting : Impacts of harvest intensity, residue retention and vegetation control. *Forest Ecology and Management* 360, 181–194.
- Werner, E. E., Peacor, S. D. (2003). a Review of Trait-Mediated Indirect Interactions in Ecological Communities Introduction and the Conceptual Problem. *Special Feature Ecology* 84, 1083–1100.
- Wilmers, C. C., Post, E., Peterson, R. O., Vucetich, J. A. (2006). Predator disease out-break modulates top-down, bottom-up and climatic effects on herbivore population dynamics. *Ecology Letters* 9, 383–389.
- Work, T., Klimaszewski, J., Thiffault, E., Bourdon, C., Pare, D., Bousquet, Y., Venier, L. A., Titus, B. D. (2013). Initial responses of rove and ground beetles (Coleoptera, Staphylinidae, Carabidae) to removal of logging residues following clearcut harvesting in the boreal forest of Quebec, Canada. *ZooKeys* 258, 31–52.

CHAPITRE 5

DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSION

Les chapitres 2 et 3 de ce doctorat ont permis de mieux comprendre comment la composition fonctionnelle des communautés du sol affecte son fonctionnement. Nous avons montré que le régime alimentaire, la taille corporelle, et les stratégies de chasse déterminaient en grande partie les interactions trophiques, mais que la taxonomie était aussi importante. Une plus grande diversité de traits peut donc être liée à une plus grande diversité d'interactions, et de fonctions. Les espèces animales ayant un effet plus important sur la productivité de la communauté, et le cycle des nutriments étaient les espèces de niveaux trophiques intermédiaires ayant une faible masse corporelle, et les carnivores ayant un grand nombre de proies, et une faible similarité trophique. Cependant, il était difficile de prédire les conséquences d'extinction d'espèces, car elles dépendent également de la communauté dans laquelle les espèces se trouvent. Le quatrième chapitre a permis de montrer que les perturbations du sol engendrées par les coupes forestières étudiées modifiaient plus la composition fonctionnelle des communautés, que les retraits de débris ligneux. La diminution des détritivores et fungivores se répercutait sur les processus de décomposition de la litière ainsi que sur les niveaux trophiques supérieurs. La coupe forestière favorisait toutefois de nombreuses espèces de carnivores, et principalement lorsque des débris ligneux étaient laissés sur le site. Ces travaux améliorent la compréhension des conséquences des perturbations sur les communautés du sol et le fonctionnement des écosystèmes.

Dans ce chapitre, je vais commencer par présenter quelques analyses complémentaires. Je vais tout d'abord présenter des analyses basées sur la simulation des réponses des communautés aux coupes, avec et sans rétention de débris ligneux, puis je vais discuter des changements de structure des communautés dans différents traitements sylvicoles. Grâce aux résultats des chapitres précédents, et de ces analyses, je me permettrai de suggérer certaines mesures de gestion des pinèdes grises de l'Est canadien. Je parlerai ensuite des contributions de ce doctorat à l'approche par traits et aux études multitrophiques.

5.1 Modélisation des conséquences des prélèvements de biomasse forestière

D'après l'analyse de piste du chapitre 4, les communautés du sol sont principalement régulées par un contrôle "bottom-up", un changement dans les ressources basales devrait donc affecter l'ensemble de la communauté. À l'inverse, l'augmentation des carnivores observée ne devrait pas affecter significativement leurs proies. Cependant, l'étude réalisée dans le chapitre 4 était limitée par de nombreux facteurs décrits précédemment, et plus loin dans cette section. J'ai donc voulu vérifier ces résultats à l'aide du modèle développé dans le chapitre 3. Pour ce faire, j'ai tout d'abord établi les interactions entre les espèces inventoriées sur le site d'Island Lake grâce au random forest paramétré dans le chapitre 2. J'ai seulement considéré les espèces végétales vasculaires les plus abondantes. Le LDMC (leaf dry matter content) de ces espèces a été mesuré sur trois individus dans quatre réplicats de chacun des traitements selon Cornelissen et al. (2003). J'ai utilisé ces mesures pour établir les préférences des herbivores pour les différentes espèces (les espèces avec un grand LDMC étaient préférées) (Seath, 1977; Lucas, 2004; Deraison et al., 2015). La dynamique des espèces inventoriées sur les placettes de contrôle a été simulée (40 pas de temps). Étant dans une forêt, j'ai considéré un flux constant de détritus provenant des aiguilles des arbres. Une fois l'équilibre atteint, j'ai simulé la coupe forestière (50 pas de temps supplémentaires). Pour cela, l'apport d'aiguilles était arrêté et la croissance des microbes était divisée par deux à cause de la sécheresse (Fierer et al., 2005;

Schimel et al., 1999 ; Wan et al., 2007 ; Butenschoen et al., 2011). Les communautés végétales ont été changées selon les observations d'occurrence dans chaque traitement, et leur croissance était multipliée par deux à cause de l'apport en lumière (Blackman et Black, 1959 ; Aubin et al., 2000 ; Messier et al., 2009). Pour la simulation de la coupe par arbres entiers, des détritits récalcitrants représentant le bois étaient apportés, et pour la coupe avec scarification, une partie des détritits et de l'azote était retirée, représentant le retrait de la couche de litière. Afin d'évaluer l'effet d'un changement des communautés de carnivores, j'ai effectué des simulations, avec et sans changement. Ce changement consistait en un remplacement des carnivores disparus dans le traitement par ceux apparus. Pour la coupe par arbres entiers, j'ai remplacé 23 carnivores par 43 autres, pour la coupe avec scarification, 46 carnivores étaient remplacés par 45 autres. Afin d'estimer les effets des carnivores, j'ai calculé l'aire sous les courbes (AUC) d'abondance des groupes en fonction du temps, pour chacune des simulations de coupe. Puis, j'ai calculé le taux de variation des AUC entre la coupe avec, et sans changements. Ces simulations permettent de vérifier trois hypothèses : (1) seulement par un changement de la disponibilité des ressources basales, la coupe forestière avec rétention de la matière organique (litière et débris ligneux) a un effet différent sur la biomasse des communautés que la coupe sans rétention, (2) la réponse à une baisse de ressource des espèces au niveau intermédiaire (détritivore, herbivore et fungivore) se répercute sur les carnivores, (3) un changement dans les communautés de carnivores affecte peu la biomasse des niveaux trophiques inférieurs.

D'après les simulations, nous pouvons constater que les coupes ont un très grand impact négatif sur l'ensemble de la communauté (figure 5.1-a,-c)). L'ajout de débris ligneux a un effet temporaire positif sur la majorité des espèces (figure 5.1-a)). L'effet du changement de la communauté de carnivores est très faible par rapport à l'effet de la coupe (figure 5.1-b,-d)). Dans la coupe par arbres entiers, ce changement augmente l'AUC de toutes les espèces (variation $> 0,11$), mais à moindre mesure celle des détritits (0,09) et des fungivores ($< 0,07$). Dans le traitement scarifié, il augmente l'AUC des petits herbivores (0,64), des gros détritivores (0,40) et des champignons (0,45), mais diminue celle des gros fungivores (-0,20), des gros herbivores (-0,34), des petits carnivores (-0,56) et des petits fungivores (-0,42). On peut donc supposer

que la disparition de certains carnivores présents dans la forêt non coupée favorise leurs proies. De plus, les nouveaux prédateurs peuvent avoir un impact positif sur leurs proies en consommant leurs prédateurs ou en diminuant la compétition entre elles. Cependant, les carnivores pourraient avoir un effet global négatif sur les communautés quand les ressources basales sont faibles, et donc que la pression de prédation est trop forte par rapport à la productivité des niveaux trophiques inférieurs (Leibold, 1996; Bohannan et Lenski, 2000). La rétention des débris ligneux pourrait donc être positive pour les communautés du sol en augmentant les ressources pour les champignons, les fungivores, puis l'ensemble de la communauté, mais aussi, à moindre mesure, en changeant les communautés de carnivores ce qui affecte positivement les espèces. Cependant ces résultats sont à confirmer avec des analyses plus fines, car le modèle ne prend pas en compte les contraintes environnementales qui affectent les espèces animales. Je n'ai pas non plus changé les communautés non carnivores qui pourraient influencer les résultats, par exemple l'apparition des carabes granivores. Et enfin, il serait pertinent de confirmer un minimum d'interactions prédites par le modèle.

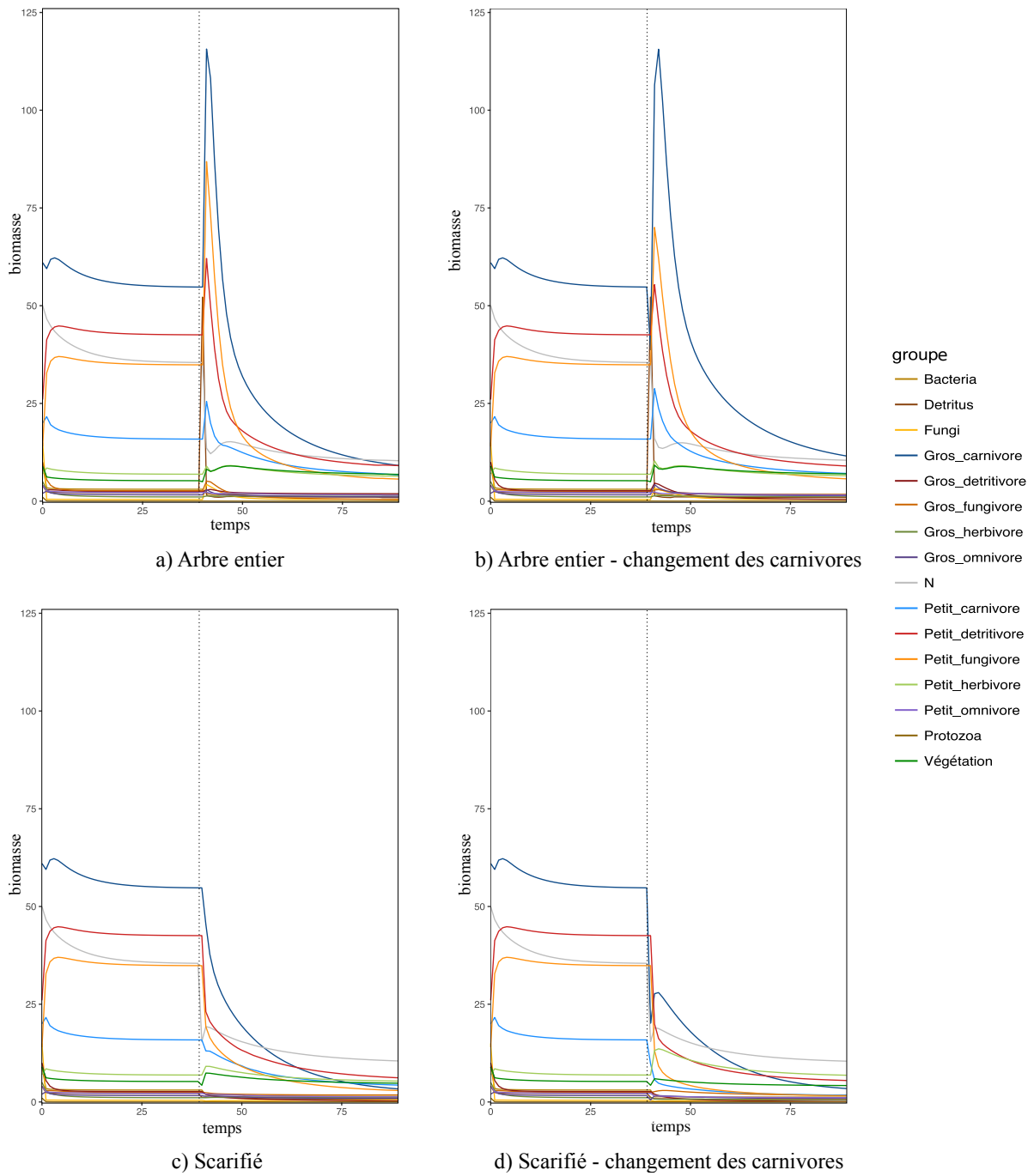


Figure 5.1 – Résultats des simulations de coupes avec et sans changement des carnivores. La coupe est représentée par un trait en pointillé.

5.2 Comparaison entre la structure des réseaux des différents traitements

Le site expérimental d'Island Lake a pour but de déterminer les quantités maximales de biomasse forestière pouvant être retirées sans compromettre la biodiversité, et le fonctionnement de l'écosystème. Quatre traitements ont été effectués, suivant un gradient de retrait de biomasse. J'ai utilisé, dans les analyses précédentes, seulement deux de ces traitements (scarifié, arbres entiers), par simplicité, et parce que j'étais limité en nombre de microcosmes. Cependant, grâce aux résultats obtenus à l'aide de ces deux traitements, nous pouvons mieux comprendre les mécanismes expliquant les différences entre l'ensemble des traitements du site d'Island Lake, et suggérer des mesures de gestion. Ces traitements supplémentaires sont : un traitement dans lequel un dessouchage a été réalisé à la suite d'une coupe par arbres entiers, et un traitement où la forêt a été coupée par tronc seulement. Ces deux coupes étaient également suivies d'une préparation du sol à l'aide de scarificateurs à disques. À proximité du site, des inventaires ont été effectués, avec la même méthode que sur les traitements d'Island Lake, dans une forêt brûlée (3 ans après feu), et une forêt de pin gris mature originaire d'un feu (92 ans), qui comporte une importante quantité de bois mort au sol. Le feu récent était d'intensité intermédiaire, les arbres sont en majorité en chandelle (relativement peu de débris ligneux au sol), et les couches superficielles du sol sont modérément affectées. Comme pour l'analyse précédente, j'ai estimé les interactions entre espèces, grâce à leurs traits et le random forest. J'ai ensuite analysé les différences dans la structure des réseaux prédits de ces sept traitements (figure 5.2), et calculé certaines de leurs propriétés (tableau 5.1).

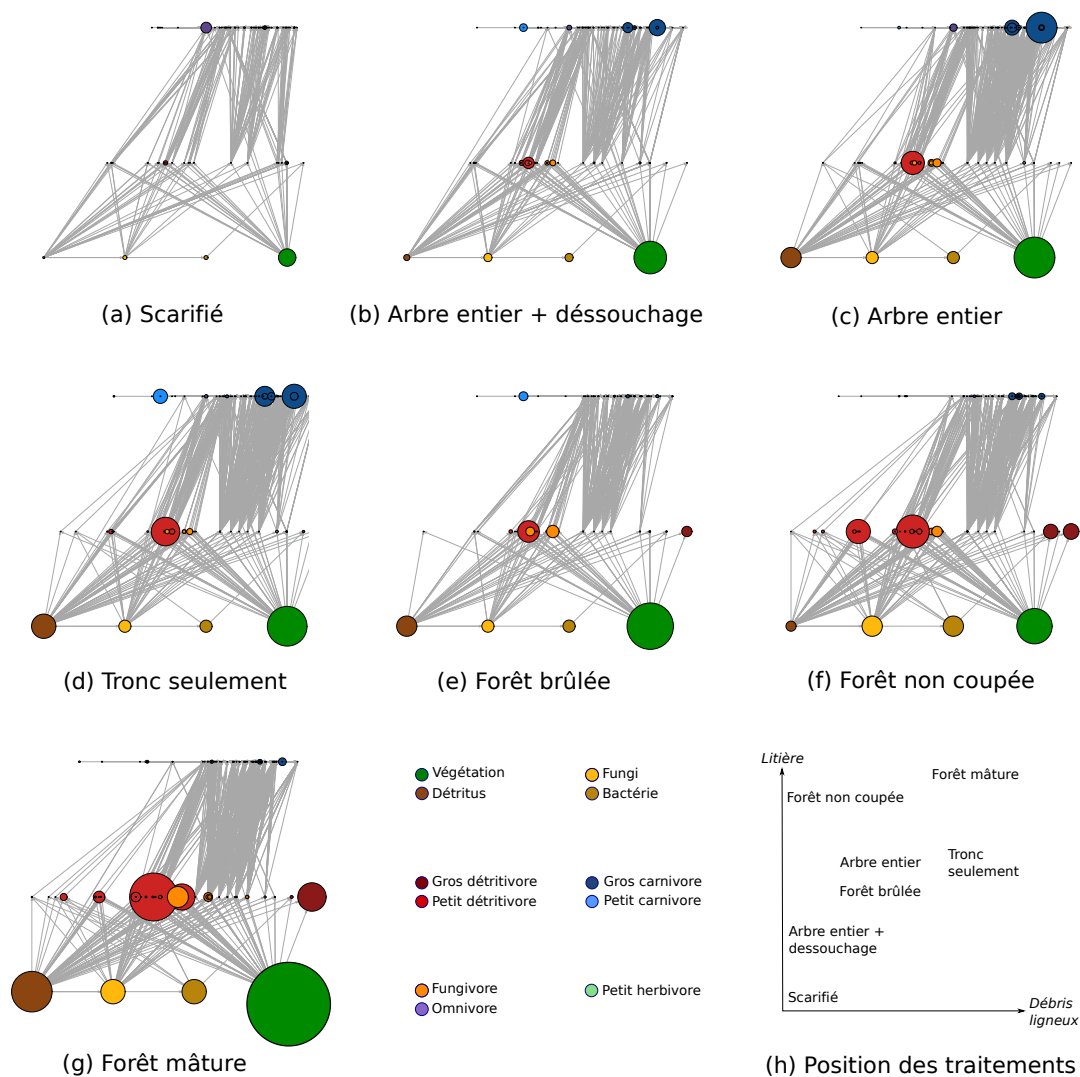


Figure 5.2 – Structure des réseaux trophiques dans les traitements considérés. Les espèces (cercles) sont ordonnées par ordre croissant de gauche à droite, en fonction de leur masse corporelle, et verticalement en fonction de leur niveau trophique. Les ressources basales sont au niveau inférieur, les espèces intermédiaires, au milieu, et les carnivores, au niveau supérieur. La taille des cercles représente les abondances relatives des espèces. Les micro-organismes tels que les protozoaires et les nématodes n'étant pas pris en compte dans cette étude, une partie des liens et des espèces est manquante au niveau des espèces les plus petites. La figure (h) représente le positionnement relatif des différents traitements en fonction de leur quantité de débris ligneux et l'épaisseur de la couche de litière.

Table 5.1 – Richesse spécifique, régularité fonctionnelle et nombre de liens pour chaque traitement

Traitement	Richesse spécifique			Nombre de liens	Régularité fonctionnelle	
	C	HFD	Total		C	HFD
Scarifié	73	61	151	2058	0.13	0.23
Dessouchage	71	81	169	1999	0.16	0.19
Arbre entier	87	89	193	3278	0.15	0.19
Tronc seulement	83	97	197	3136	0.17	0.17
Non coupée	73	99	189	2082	0.17	0.18
Forêt brûlée	58	77	152	1509	0.19	0.22
Forêt mature	74	114	205	2438	0.18	0.17

C = carnivore, HFD = herbivore, fungivore, détritivore.

Il est difficile de comparer les variations d'abondance entre les espèces et entre les traitements. La végétation ayant été inventoriée à l'aide de transect, son abondance est calculée en pourcentage de couverture. Pour sa part, la mésofaune a été inventoriée à l'aide de carottes de sol, son abondance est donc en nombre d'individus par cm^3 de sol. Finalement, la macrofaune a été inventoriée à l'aide de pièges-fosses installés tout au cours de la saison de croissance, et un indice d'activité a été calculé. Les pièges-fosses présentent également des biais dus au fait que la structure du milieu peut affecter le déplacement des espèces, et donc leur abondance supposée. Par exemple, dans le traitement scarifié où le nombre d'obstacle et de ressource est faible, les espèces peuvent couvrir une plus grande surface par jour, et donc avoir plus de chance de se faire piéger. Malgré ces contraintes, nous pouvons observer certains grands changements dans les abondances des différents groupes. Les abondances des détritivores sont minimales dans les traitements scarifié et par arbres entiers avec dessouchage, moyennes dans les traitements par arbres entiers, tronc seulement et la forêt brûlée, et maximales dans les forêts non coupées, et particulièrement dans la forêt mature (figure 5.2). Leur richesse spécifique est minimale dans

le traitement scarifié et la forêt brûlée, intermédiaire dans le traitement avec dessouchage et par arbres entiers, un peu plus élevée dans le traitement par tronc seulement et la forêt non coupée, et maximale dans la forêt mature (tableau 5.1). L'abondance et la richesse spécifique des carnivores sont maximales dans les traitements par tronc seulement et par arbres entiers, et minimales dans les forêts brûlée, non coupée, et mature, et le traitement scarifié. Il semble alors que l'altération de la couche de litière et de mousse, due à l'ouverture de la canopée, à la perturbation mécanique du sol, ou au brûlage, est le principal facteur affectant négativement les communautés de détritivores et fungivores. Leurs plus grande abondance et richesse spécifique dans la forêt mature, par rapport à la forêt non coupée montrent que l'épaisseur de la couche de litière due à l'âge de la forêt, ou la plus grande quantité de débris ligneux dans la forêt mature, est importante pour ces communautés, à long terme. Les carnivores semblent principalement positivement affectés par l'ouverture du milieu, combinée à la rétention de débris ligneux.

L'impact des perturbations sur l'abondance et la richesse spécifique des communautés est souvent étudié, mais les interactions entre espèces sont rarement prises en compte (Morris, 2010; Tylianakis et al., 2010). Tylianakis et al. (2010) a énoncé que la diversité des interactions peut augmenter les taux des processus écosystémiques, et leur stabilité face aux changements environnementaux. De plus, une augmentation de la connectivité affecte les forces de compétition, et la stabilité de la communauté face aux extinctions (Eklöf et Ebenman, 2006; Montoya et al., 2009; Sole et Montoya, 2001; Dunne, 2006). Le faible nombre d'espèces dans la forêt brûlée, les traitements scarifié, et par arbres entiers avec dessouchage, entraîne un faible nombre de liens. Dans la forêt mature, le nombre de liens est inférieur à ceux des traitements par arbres entiers et tronc seulement, mais supérieur à celui de la forêt non coupée. Le grand nombre de carnivores dans les traitements par arbres entiers et tronc seulement engendre de nombreux liens (tableau 5.1, figure 5.2). Bien que nous n'ayons pas relevé de contrôle "top-down" important dans les communautés étudiées, le maintien des débris ligneux dans les coupes, permettant une augmentation des carnivores et des liens, pourrait avoir un rôle bénéfique dans les communautés en diminuant les forces de compétition (chapitre 3). Le grand nombre de liens possiblement associé aux débris ligneux dans les coupes, et les forêts matures, pourrait éga-

lement permettre de rendre les communautés plus stables et plus résistantes aux extinctions. Cependant, en intégrant la dimension fonctionnelle dans les réseaux, ce calcul du nombre de liens entre espèces peut paraître inadéquat. En effet, deux liens entre un consommateur et deux proies fonctionnellement similaires ne devraient-ils pas correspondre à un seul lien ? D'autant plus que nous savons que les changements environnementaux affectent majoritairement des espèces appartenant à un même groupe fonctionnel. Un grand nombre de liens entre espèces de groupes fonctionnels égaux n'affecterait donc en rien la stabilité d'une communauté.

De nombreuses études suggèrent qu'une plus grande diversité fonctionnelle augmente la stabilité des communautés (Hooper et Vitousek, 1997 ; Tilman et al., 1997b ; Ives et al., 1999). Il a été également démontré qu'une plus grande diversité fonctionnelle des décomposeurs augmente les taux de décomposition (Handa et al., 2014). Nous avons montré dans le chapitre 2 que la régularité fonctionnelle était la mesure de diversité fonctionnelle la plus corrélée à la similarité trophique, et donc à la redondance fonctionnelle. La richesse fonctionnelle est, quant à elle, fortement corrélée à la richesse spécifique, et représente "l'aire fonctionnelle", donc la variance entre les valeurs de traits. J'ai calculé la régularité fonctionnelle à partir des traits utilisés dans le chapitre 2 et 3, et non ceux du chapitre 4, afin d'avoir une liste de traits identiques pour tous les taxons. La régularité fonctionnelle des espèces intermédiaires est la plus grande dans le traitement scarifié, et dans la forêt brûlée, puis dans le traitement par arbres entiers (avec et sans dessouchage), et enfin dans la forêt non coupée, le traitement par tronc seulement, et la forêt mature (tableau 5.1). Rouseau et al. (*in prep*) ont montré que la diversité fonctionnelle de la mésofaune, calculée avec l'indice de Rao, diminuait avec l'intensité des traitements (tout comme la richesse spécifique). Ces résultats montrent que la perturbation du sol (artificielle ou naturelle) est néfaste à toutes les espèces vivant dans la litière, et principalement les détritivores, quels que soient leurs traits. On a donc un moins grand nombre de fonctions, et une plus faible redondance, dans les traitements où la couche de litière est détériorée. À l'inverse, les carnivores sont plus redondants dans les traitements scarifié, par arbres entiers avec et sans dessouchage, moins dans le traitement par tronc seulement et la forêt non coupée, et encore moins dans la forêt brûlée et mature. On peut donc supposer que les coupes,

et leur intensité amènent à une sélection des carnivores en fonction de leurs traits. Les débris ligneux augmentent les carnivores, mais principalement les grosses Araignées et Carabes, on a donc une plus grande redondance. À l'inverse, les feux tendent à diversifier les carnivores à court, et long terme. Les taux de décomposition seraient donc plus stables face à des changements environnementaux, ou de qualité de litière, lorsque les couches superficielles du sol sont préservées, et donc que la diversité fonctionnelle des détritivores et fungivores est maximale. Les perturbations anthropiques tendent à diminuer les fonctions des carnivores, et le maintien des débris ligneux favorise sélectivement certains groupes fonctionnels. Comme énoncé précédemment, la connectivité d'un réseau est corrélée à sa stabilité, cependant la distribution de ces liens devrait aussi avoir des conséquences sur le fonctionnement.

La distribution des tailles, ou masses corporelles, dans un réseau, est corrélée à un certain nombre de traits, et représente une grande partie du fonctionnement des communautés (Woodward et al., 2005 ; Albouy et al., 2014). Comme nous l'avons montré dans le chapitre 2, la masse corporelle des espèces détermine leurs interactions. Les carnivores de grandes tailles étant principalement affectés par les traitements, le nombre de liens est surtout modifié entre les espèces de grandes tailles. De Roos et Persson (2002) ont montré, en milieu aquatique, comment la perte des gros prédateurs pouvait engendrer d'importants effets en cascade sur l'ensemble de la communauté. On peut supposer que les macrocarnivores augmentent l'abondance des petites espèces intermédiaires en consommant les plus grosses, ou leurs prédateurs (Schneider et al., 2012). Or les petites espèces ont un taux métabolique par individu plus grand (Brown et al., 2004), et devraient donc être plus efficaces dans la réalisation des processus écosystémiques (chapitre 3). De plus, Wang et Brose (2018) ont montré qu'une augmentation de la longueur de la chaîne alimentaire, ou des masses corporelles des espèces aux niveaux trophiques supérieurs permettaient d'augmenter la complémentarité entre les espèces aux niveaux trophiques inférieurs. La décomposition de la litière dépend de la complémentarité entre les détritivores, et les plantes (Naeem et al., 2000 ; Wardle, 2006 ; Bardgett et Wardle, 2010 ; Eisenhauer, 2011 ; Handa et al., 2014 ; Hedde et al., 2010 ; Hättenschwiler et Gasser, 2005). On peut alors supposer que les gros carnivores augmentent l'efficacité, et la stabilité du processus

de décomposition en augmentant l'abondance des petites espèces, et leur complémentarité. Il reste cependant encore beaucoup d'incertitudes au sujet de la façon dont la distribution des masses corporelles, et la structure des réseaux affectent les flux de nutriments dans les réseaux trophiques (Woodward et al., 2005 ; Thompson et al., 2012 ; Albouy et al., 2014).

5.3 Implications pour la gestion forestière

Grâce à ce projet et aux travaux des collaborateurs, nous avons pu souligner de nombreuses différences entre les traitements utilisés qui pourraient affecter le fonctionnement des écosystèmes. La couverture végétale était fortement diminuée avec l'intensité des retraits de biomasse (chapitre 4), ce qui a été démontré par d'autres études. La différence la plus frappante entre les forêts non coupées, et les coupes vient de la disparition de la couche de mousse qui couvre presque entièrement le sol de ces forêts (Newmaster et Bell, 2002 ; Fenton et al., 2003). À l'inverse, les espèces ligneuses sont favorisées par l'ouverture du milieu dans les sites où la perturbation du sol n'est pas trop intense (Hart et Chen, 2008), c'est-à-dire, dans les traitements par arbres entiers (avec ou sans dessouchage), et tronc seulement. Webster et al. (2016) ont montré que la respiration du sol diminuait avec la perturbation du sol, et qu'elle était similaire dans les traitements par arbres entiers et tronc seulement. Smenderovac et al. (2017) n'ont pourtant pas remarqué de différences significatives entre les traitements, au niveau de la structure des communautés microbiennes. Les communautés étaient cependant différentes entre les traitements, la forêt non coupée, et la forêt brûlée. Rousseau et al. (2018) et Rousseau et al. (*in prep*) ont montré que les coupes diminuent l'abondance, la richesse spécifique et fonctionnelle des communautés de Collembolés et d'Oribates. Leur abondance étant particulièrement faible dans les traitements par arbres entiers avec dessouchage, et scarifié, ils suggèrent que la perturbation du sol est le principal facteur affectant ces communautés. Et enfin, Venier et al. (2017) ont montré des différences significatives entre la composition spécifique des Araignées, Carabes et Staphylins, entre les coupes, les feux, et la forêt non coupée, mais pas de différences significatives

entre les traitements par arbres entiers et tronc seulement. Ils ont également remarqué des différences entre la forêt mature et la forêt non coupée, suggérant que les plus grandes quantités de débris ligneux dans la première expliquent majoritairement ces différences.

J'ai pu rajouter avec cette étude multitrophique basée sur les traits, que le fonctionnement global des communautés du sol était affecté par les coupes forestières. J'ai confirmé l'effet marquant de l'ouverture de la canopée et de la perturbation du sol. La perturbation du sol est due à la préparation du sol (création de tranchées exposant le sol minéral), au dessouchage, et au retrait des couches superficielles du sol. Ces perturbations entraînent une diminution de l'abondance, de la redondance fonctionnelle, et de la richesse spécifique des espèces intermédiaires. J'ai pu montrer théoriquement que les petits détritivores tels que les Enchytraeids, et les Collemboles de l'Ordre des Symphypleona, étaient les acteurs les plus importants de la décomposition (chapitre 3). Empiriquement, j'ai montré que ces Collemboles étaient largement défavorisés par les coupes forestières, engendrant une diminution des taux de décomposition. Les limaces (*Arion sp*) étaient également fortement affectées par les coupes forestières, et impliquées dans la décomposition de la litière (chapitre 4). Cependant, il serait intéressant de renouveler l'expérience de décomposition avec plus de microcosmes pour confirmer ces résultats (plus de 5 réplicats), et en contrôlant plus précisément les espèces présentes afin de mieux définir leurs fonctions. Les résultats de l'étude théorique montraient cependant que la quantité d'azote disponible était peu affectée par les changements dans la structure des réseaux (chapitre 3). Des analyses empiriques complémentaires devraient être réalisées afin de confirmer ce résultat. De plus, la diminution de la diversité et de la redondance fonctionnelle des espèces intermédiaires avec l'intensité de perturbation pourrait engendrer une baisse de la stabilité des réseaux, et de l'efficacité des espèces dans les processus écosystémiques. J'ai pu également montrer que les perturbations du sol affectaient négativement les niveaux trophiques supérieurs par un effet "bottom-up". Les carnivores étaient donc négativement affectés par la diminution de leurs proies, elles-mêmes affectées par la perte de leur habitat. Les macrocarnivores, dont de nombreuses Araignées, étaient favorisés par les débris ligneux dans les coupes, comme suggéré par Work et al. (2013) et Pearce et al. (2003). Cependant, de faibles quanti-

tés de débris comme celles apportées par le traitement par arbres entiers semblent suffisantes. Mes résultats suggèrent également que les coupes favorisent sélectivement les plus gros carnivores, à l'inverse des perturbations naturelles qui tendent à diversifier les communautés de carnivores. Les gros carnivores sont généralement plus généralistes que les plus petits (Woodward et Hildrew, 2002), et notamment les carnivores utilisant du poison, comme les Araignées (chapitre 2). Nous avons montré que les carnivores généralistes avaient un effet majeur sur la biomasse des autres espèces en régulant leurs proies (chapitre 3). Leurs effets sur la biomasse des autres espèces pourraient varier probablement dans le sens positif dans des systèmes productifs, et le sens négatif dans des systèmes pauvres. Le maintien des espèces intermédiaires (proies), et l'augmentation des carnivores augmentent le nombre de liens dans les réseaux, et la complémentarité, et pourraient ainsi permettre un meilleur fonctionnement de l'écosystème.

L'ensemble de ces résultats démontre que, dans un but de préservation de la biodiversité et du fonctionnement des pinèdes grises canadiennes, les couches superficielles du sol doivent être préservées en priorité. La conservation des couches de litière et de mousse permet un maintien de l'ensemble de la communauté. Une faible quantité de débris ligneux est suffisante afin de préserver les communautés et le fonctionnement de l'écosystème à court terme. La rétention de débris ligneux ne semblait cependant pas suffisante pour protéger le sol du rayonnement lumineux. Le maintien de la végétation pourrait être important afin de préserver une température faible et une grande humidité, nécessaire aux bryophytes, mais des études sont nécessaires afin de confirmer cette hypothèse. Les différences entre la structure des communautés, dans la forêt non coupée, et la forêt mature, dans les traitements, et la forêt brûlée, montrent que les perturbations anthropiques pourraient avoir des conséquences à long terme sur la biodiversité, non comparables aux perturbations naturelles (Venier et al. (2017), Rousseau et al. (*in prep*)). À ces impacts sont à ajouter les effets des retraits de débris ligneux sur les espèces saproxyliques (Nordén et al., 2004; Jonsell et al., 2011; Lassauce et al., 2012) que nous n'avons pas pris en compte dans cette étude. La faible augmentation de productivité attribuée à la préparation du sol avant plantation (Fleming et al., 2014) face aux effets qu'elle a sur les écosystèmes démontre la non-pertinence du maintien de cette pratique. En conclusion, les effets néfastes des

pratiques sylvicoles sur la biodiversité et le fonctionnement de l'écosystème, à court terme, proviennent principalement du compactage, et de la perturbation du sol, qui n'ont pas lieu lors des perturbations naturelles (Venier et al., 2014), et non par le retrait de bois qu'elles entraînent. À court terme, la coupe par arbres entiers sans perturbation du sol semble donc la pratique la plus acceptable du point de vue de la préservation des écosystèmes. La présence de gros prédateurs pourrait être utilisée comme bio-indicateurs de la productivité des systèmes, car une plus grande productivité permet de supporter les tops prédateurs (Thompson et Townsend, 2005 ; Thompson et al., 2012). La masse corporelle moyenne des espèces pourrait être calculée, cependant ce calcul ne prend pas en compte l'abondance. Or, fonctionnellement parlant, une plus grande abondance d'une espèce équivaut à une augmentation du nombre d'espèces fonctionnellement similaires. Il serait intéressant de tester un indice basé sur l'abondance, ou la biomasse, et la taille corporelle des carnivores, avec des abondances standardisées pour tous les groupes.

5.4 Utilisation de l'approche par traits dans les communautés multitrophiques

Au début de mon doctorat, j'ai rencontré un grand ponte de l'écologie fonctionnelle végétale qui m'a dit qu'il ne croyait pas à l'application de l'approche par traits chez les animaux. A la fin de ce doctorat, j'ai plusieurs arguments pour le contredire, même si je me demande si le terme "trait" n'est pas utilisé parfois à outrance.

5.4.1 Utilisation des traits pour déterminer la niche fondamentale des espèces

Le concept de niche selon Hutchinson (1957), bien que facilement compréhensible, reste très abstrait. Je trouve intéressant de concevoir la niche fondamentale d'une espèce comme un volume multidimensionnel où chaque axe représente un trait (Eklöf et al., 2013), et chaque valeur de trait correspond à un optimum sur un gradient environnemental. La diversité des organismes

du sol étant considérable, la documentation des traits des espèces simplifie grandement la définition des niches fondamentales des espèces, et donc la prédiction de leurs réponses aux changements environnementaux.

Les réponses des plantes, et des invertébrés du sol aux prélèvements de biomasse forestière ont été étudiées sans jamais décrire les mécanismes à l'origine de ces réponses (Verschuyl et al., 2011 ; Riffell et al., 2011). L'utilisation de l'approche par traits nous a permis de suggérer que les espèces répondaient principalement à la disparition des couches superficielles du sol et des mousses. Cependant, je trouve que le choix des traits engendre une certaine subjectivité dans les études. Par exemple, le fait que nous ayons choisi la position verticale de la mésofaune dans le sol incite une réponse des espèces à l'épaisseur des couches superficielles du sol. Il est donc vraiment essentiel d'utiliser un grand nombre de traits, et de continuer les recherches sur les traits les plus pertinents à utiliser. La taille corporelle me semble être un de ces traits qui permettent de comprendre les réponses des espèces sans toutefois diriger leurs réponses. Il reste encore du travail à réaliser pour savoir comment la masse corporelle répond à l'environnement. La disponibilité des traits des espèces de macrofaune était encore plus faible, car nous avons seulement les préférences écologiques des espèces pour lier leur présence à l'environnement. Les préférences écologiques présentent un problème de circularité, car elles sont définies selon les données d'occurrence des espèces. La disparition des espèces de macrofaune reliées aux milieux humides et sombres, à l'inverse des espèces de milieux ouverts, montre un changement environnemental sans déterminer les facteurs explicatifs. Par exemple, les espèces de milieux ouverts peuvent être présentes dans ces milieux parce qu'elles y trouvent leur ressource, et non pas parce qu'elles y sont physiquement adaptées. À mon grand désarroi, je n'ai donc pas pu déterminer si la perte, ou la création d'habitats affectait directement la macrofaune, dans le chapitre 4. L'utilisation des traits chez les espèces animales dans le but de déterminer leur niche fondamentale est donc pertinente, mais il est absolument nécessaire de documenter plus de traits relatifs aux préférences écologiques.

5.4.2 Utilisation des traits pour déterminer la niche réalisée des espèces

La combinaison de l'environnement, et de la niche fondamentale d'une espèce, et donc de ses traits, détermine en partie la présence de celle-ci dans un milieu. Un changement environnemental affecte donc sélectivement les espèces en fonction de leurs traits. Or, nous avons démontré dans le chapitre 2 que les interactions trophiques entre organismes du sol pouvaient être prédites à partir des traits des espèces. Les filtres biotiques résultant des interactions entre espèces déterminent leur niche réalisée, et donc leur occurrence. Un changement environnemental peut donc affecter la disponibilité en ressources ou la pression de prédation sur les espèces, et donc causer des extinctions secondaires. En étudiant les réponses des invertébrés du sol aux perturbations, nous avons effectivement montré que les perturbations dues aux coupes forestières défavorisaient certaines espèces, à cause d'une diminution de leurs ressources, mais que leurs effets sur les consommateurs affectaient faiblement leurs ressources (chapitre 4). L'approche par traits est donc efficace pour déterminer les interactions dans les communautés multitrophiques, et donc pour mieux comprendre leur réponse à l'environnement. Je suis convaincue que la documentation de plus de traits déterminant les interactions va certainement faire progresser les études multitrophiques.

5.4.3 Utilisation des traits pour déterminer le fonctionnement d'une communauté

Il est généralement accepté que l'efficacité des processus écosystémiques dépend de la complémentarité entre les espèces, définie par leur diversité fonctionnelle, et par la présence de certaines espèces clé (Tilman et al., 1997a; Hedde et al., 2010; Handa et al., 2014). Concernant les processus de décomposition, nous avons montré que l'effet identité provenait principalement de la masse corporelle, et du ratio C :N des espèces (chapitre 3). Nous n'avons cependant pas exploré les traits déterminant la complémentarité entre les décomposeurs, car trop peu de traits et d'interactions étaient documentés. Le rôle de la diversité et de l'identité

fonctionnelle chez les carnivores est très peu étudié. Nos résultats suggèrent que les carnivores les plus importants dans les réseaux trophiques des sols sont ceux qui utilisent du poison, et qui ont une position sur la distribution des masses corporelles qui leur permet de consommer un maximum de proies ; et qu'une plus faible similarité trophique entre les carnivores, et donc une plus grande complémentarité, déterminée par la régularité fonctionnelle, permet une régulation homogène des espèces composant la communauté. Les réseaux trophiques du sol semblant être régulés par un contrôle "bottom-up", une meilleure régulation ne serait pas délétère aux proies. Cependant, une trop faible productivité du système pourrait engendrer des effets négatifs de la part de ces carnivores. Ces résultats démontrent une fois encore, l'utilité de la prise en compte des traits, et surtout du régime alimentaire et de la masse corporelle, dans l'étude des relations entre espèces, interactions, et fonctions.

5.5 Complémentarité entre les études multitrophiques théoriques et empiriques

Il existe un grand clivage entre l'étude des communautés multitrophiques de façon théorique, et empirique. Une grande partie des études théoriques utilisant l'approche par réseau cherche à lier certaines propriétés de réseau à la productivité, ou la stabilité des communautés (Dunne, 2005 ; Duffy et al., 2007). Cependant, il est difficile de mesurer ces deux variables empiriquement. De plus, les études théoriques, basées sur des réseaux construits selon des règles prédéfinies, ou négligeant certains phénomènes, peuvent être jugées comme trop éloignées de la réalité (Polis, 1991 ; Allesina et Tang, 2012). À l'inverse, les études empiriques sont pour le moment incapables d'analyser un grand nombre d'espèces simultanément (Schmitz, 2008). L'abstraction de l'influence de certaines espèces omises dans l'étude sur les espèces étudiées peut également faire douter du réalisme de ces études. Certains concepts développés en écologie théorique peuvent être vérifiés à l'aide d'études empiriques. À l'inverse, des mécanismes observés empiriquement peuvent être expliqués par des travaux théoriques. C'est pourquoi

Thompson et al. (2012) suggère que les études focalisées sur le fonctionnement des communautés devraient utiliser des modèles de dynamique de population.

Au début de ce doctorat, j'étais dubitative sur la pertinence des études théoriques, qui me semblaient provenir d'une secte fermée au reste de l'écologie. C'était donc pour moi un défi de me prouver le contraire. Ce doctorat fait également partie d'un projet très appliqué, dans lequel les concepts provenant de l'écologie théorique sont rarement mentionnés. C'était donc un second défi pour moi de montrer aux collaborateurs qu'il y a du bon dans la théorie, les modèles, et les équations.

Lors des analyses du chapitre empirique (4), je me suis heurtée à de nombreuses déceptions. J'ai en effet réalisé qu'il était très difficile de révéler les mécanismes expliquant des observations. En écologie empirique, nous sommes plus habitués à analyser et supposer des explications, contrairement à l'écologie théorique. La grande différence vient du fait que nous sommes dans l'impossibilité de contrôler tous les facteurs en jeu, dans la première, à l'inverse de la deuxième. C'est pourquoi les expériences en milieu contrôlé sont un bon compromis. Cependant, ces études se concentrent sur un mécanisme à la fois, à petite échelle, et demandent beaucoup de temps. Ainsi, les études empiriques se limitent généralement à des explications du type "l'espèce X a disparu parce qu'elle ne tolère pas la sécheresse". Comme nous l'avons exposé, l'approche par traits permet d'expliquer ce genre d'observations. Mais les espèces possèdent plusieurs traits, souvent corrélés, et répondent à un ensemble de facteurs. Il était donc difficile pour moi d'affirmer que telle espèce répondait majoritairement à une perte d'habitat, ou à une diminution de ressource, par exemple. L'analyse de piste a l'avantage de déceler les relations de cause à effet, et donc de faire ressortir les réponses dominantes des espèces. Cette technique est néanmoins limitée par la complexité du modèle, qui doit rester interprétable, ainsi qu'au nombre d'échantillons nécessaire. J'ai donc simplifié le modèle d'équation structurale en utilisant des groupes fonctionnels grossiers. Ceci faisant, j'ai assumé que les espèces appartenant à ces groupes avaient les mêmes traits d'effets et de réponses. Nous avons nous-mêmes démontré que la masse corporelle déterminait en grande partie les interactions. Il était donc faux,

par exemple, d'assumer que les Araignées coureuses, présentant des tailles variées, consommaient les mêmes ressources. Cette étude n'était néanmoins pas sans avantages, évidemment. Je suis certaine que l'approche utilisée est pertinemment reproductible à des communautés plus simples, et dans des études ayant un plus grand nombre d'échantillons. Cette étude nous a tout de même permis de réaliser une première approche analytique des réponses des espèces, et de nous donner des pistes de recherche. Les pistes de recherche premières étaient : i. de confirmer que les communautés étudiées, et celles du sol en général, sont régulées de façon "bottom-up", et ii. de confirmer que certains groupes fonctionnels étaient plus essentiels que d'autres pour la décomposition de la litière. J'ai pu confirmer ces hypothèses à l'aide de simulations, prouvant que notre étude empirique n'était pas si futile.

Dans ce cas, nous pourrions penser que la simple utilisation de modèles permettrait d'expliquer l'ensemble des phénomènes écologiques. Cependant, lorsque j'ai commencé à développer le modèle, je me suis encore une fois heurtée à un grand nombre de frustrations. Il est en effet très difficile de mettre les frontières entre le réalisme et la simplicité. Il faut constamment se rappeler qu'un modèle est construit pour simplifier la réalité, et expliquer certains mécanismes. C'est pourquoi il est essentiel de se baser sur des observations, et des mesures de terrain pour définir les règles qui forment le modèle. La théorie métabolique (Brown et al., 2004) est un bon exemple de mécanisme simple, testé empiriquement, et utilisé dans les modèles de dynamique de population. Les modèles théoriques permettent d'étudier des communautés très complexes et de calculer des flux de matières. Ils permettent ainsi de saisir des variables très précises, mais aussi de réaliser des interprétations globales et généralisables. Bien qu'un grand nombre de règles utilisées comprennent des exceptions, et que certaines règles soient volontairement ou involontairement non incluses, il faut s'assurer que ces omissions n'altèrent pas les résultats. C'est pourquoi il est pertinent de construire plusieurs modèles ayant le même but, afin de comparer les résultats qui en ressortent. La vérification des résultats de simulations à l'aide d'études empiriques est également très convaincante.

Le couplage des études théoriques et empiriques permet de confirmer leurs résultats respectifs. J'ai donc réussi à me convaincre, au cours de ce doctorat, que ces approches sont complémentaires.

5.6 Limites et perspectives

Ce projet participe à de nombreuses avancées en écologie, mais je me suis heurtée à de nombreuses limitations à cause de l'avant-gardisme de ce travail.

L'utilisation de l'approche par traits chez les animaux a commencé il y a une dizaine d'années (Ribera et al., 2001 ; Moretti et Legg, 2009 ; Lavorel et al., 2013). Bien que nous ayons utilisé des outils sophistiqués, et performants pour réaliser ce projet, nous étions principalement limités par le "simple" manque de données. Je dis simple parce que nous savons comment procéder, mais il nous manque du temps pour mesurer les traits sur des milliers d'espèces. De nombreux traits ont été documentés, mais leur qualité n'était pas toujours au rendez-vous. Nous avons déjà parlé dans le chapitre 4 de l'impertinence des traits comme les préférences écologiques. D'autres traits comme la dureté et la mobilité ont été estimés à partir de photos, ce qui est assez subjectif. Ce manque de traits nous a empêché de prédire les interactions, et les effets des espèces grâce à leurs traits seulement. La taxonomie (phylogénie) et principalement l'Ordre, restait une propriété importante, bien que nous soyons convaincus de pouvoir la remplacer par un plus grand nombre de traits. Du point de vue pratique, ceci peut sembler peu important, les espèces étant toutes identifiables plus ou moins facilement. Cependant, la taxonomie ne donne aucune information sur les mécanismes en jeu et n'est pas généralisable. Par exemple, pourquoi les Chilopodes mangent-ils en moyenne un plus grand nombre d'espèces ? La connaissance que le poison qu'ils utilisent leur confère la capacité de se nourrir de proies variées est très intéressante. Mais pourquoi pas toutes les Araignées alors ? Il nous manque des traits... Le développement récent de protocoles de mesure de traits (Moretti et al., 2017), de base de données comme CRITTER, BETSI (Handa et al., 2017 ; French Foundation for Biodiversity

Research, 2012a), et de groupes de travail comme TEBIS (réseau sur les Traits Écologiques et Biologiques des organIsmes du Sol (French Foundation for Biodiversity Research, 2012b)) permettra certainement de promouvoir l'écologie fonctionnelle pour l'étude des invertébrés, avec des données de qualité. Un plus grand nombre de traits documentés et d'études réalisées permettraient également de faire avancer les connaissances sur les liens entre structure fonctionnelle, structure des réseaux, et fonctionnement de la communauté. Les chapitres 2 et 3 de ce doctorat ont permis d'avancer dans cette direction, mais nous étions limités par la disponibilité en traits, comme dit précédemment, mais aussi en interactions aux niveaux trophiques inférieurs. La documentation des traits devrait idéalement se faire en parallèle à la documentation d'interactions à l'aide de contenus stomacaux, d'analyses isotopiques, et d'expériences de cafétéria, comme l'ont fait Brousseau et al. (2018), par exemple. En ce qui concerne les interactions prédateur-proie, nous suggérons principalement de documenter les traits relatifs à la vulnérabilité des proies, tels que les défenses chimiques et physiques, et les capacités de fuite, mais aussi les traits relatifs aux capacités et à l'efficacité de prédation tels que les stratégies de chasse et la morphologie des pièces buccales. Les traits relatifs à la composition chimique, comme les composés phénoliques, et les enzymes possédées par les consommateurs, ainsi que leurs pièces buccales, semblent être les propriétés ayant le plus grand potentiel explicatif des interactions plante-herbivore, et détritus-détritivore. La connaissance des traits qui affectent la complémentarité entre détritivores, fungivores, et herbivores permettrait de mieux comprendre comment les changements environnementaux peuvent affecter le fonctionnement des écosystèmes. Certaines études sont allées dans cette direction, en utilisant des microcosmes, mais ne discriminaient pas les espèces par leurs traits au sens propre du terme (Hedde et al., 2010; Eisenhauer, 2011), ou seulement par leur taille corporelle (Handa et al., 2014). Aux niveaux trophiques supérieurs, il serait intéressant de savoir si la complémentarité entre carnivores, tops prédateurs et intermédiaires, est bénéfique à la communauté. L'écologie fonctionnelle nécessite donc plus d'observations que de techniques, ces dernières étant généralement plus favorisées que les premières par les revues scientifiques, et les financements. Espérons que le partage de données avec reconnaissance progresse dans les années futures.

Nous avons donc rencontré des difficultés à utiliser les traits chez les invertébrés, mais ce problème était minime en comparaison de la difficulté à intégrer les microbes. Tout d'abord, l'étude des microbes est un domaine très éloigné de l'écologie des communautés. Pour quelqu'un comme moi qui n'a jamais étudié les communautés microbiennes, c'était une tâche difficile et dangereuse de les intégrer dans mon travail. Smenderovac et al. (2017) a évalué les effets des traitements sur la structure fonctionnelle des microbes. Les fonctions d'une communauté microbienne sont estimées en fonction de sa capacité à décomposer différentes molécules (p. ex. lignine). Les biologistes microbiens sont donc plus habitués à lier des communautés microbiennes à la décomposition de certains composants de la litière, tandis que les écologistes des communautés se concentrent plus particulièrement sur les espèces préférentiellement consommées. Un autre problème vient des mesures récoltées par Smenderovac et al. (2017), qui, bien que pertinentes, ne convenaient pas à nos études. La biomasse microbienne, l'abondance des différentes OTU, et les substrats consommés par les communautés y étaient mesurés. Il était cependant impossible de faire des relations entre ces différentes variables, et donc de savoir que tel ou tel groupe fonctionnel était plus abondant dans tel ou tel site. Bien que quelques études se soient penchées sur la question (Moore et al., 1987; Hedlund et al., 1991), les interactions entre microbivores et microbes sont inconnues. Il est donc risqué de supposer que les microbivores consomment tous les microbes. La diversité fonctionnelle de la faune augmente les taux de décomposition, mais est-ce par la consommation directe de la litière, ou par leurs effets sur les microbes ? Sûrement un peu des deux. Les études des relations entre traits de la faune, et taux de décomposition devraient donc également prendre en compte les microbes, et pas seulement les détritivores. Il faudrait donc savoir comment constituer des groupes fonctionnels microbiens, et calculer leur abondance ou biomasse.

L'intégration des microbes et des détritus dans l'étude de la dynamique des populations est un véritable casse-tête, comme montré dans le chapitre 3. Les relations entre les traits des espèces, leurs effets sur la communauté, et sur le cycle des nutriments, étaient non linéaires, dépendaient de plusieurs variables, et résultaient de rétroactions. L'effet d'une espèce sur la communauté étant le résultat de divers effets, nous rencontrons des difficultés à expliquer ces effets. Les

effets considérés dans le modèle étaient : la qualité et la quantité des excréments, les quantités de ressources consommées, et le pouvoir compétiteur des espèces. Nos résultats étaient difficiles à interpréter alors que nous n'avions pas considéré la complémentarité entre les espèces due à des préférences variables pour les détritus, ni les effets bénéfiques connus de la faune sur les microbes tels que l'augmentation des surfaces de détritus accessibles, la dispersion, et la stimulation des microbes par leur passage dans le tube digestif de certaines espèces. Bien que nous ayons pu donner des pistes, il est nécessaire de continuer les études au sujet du rôle des différents groupes fonctionnels dans les processus de décomposition. Je propose donc de compléter notre étude avec des études en microcosmes, manipulant la composition en espèces dans différents contextes. Une meilleure connaissance des effets des espèces les unes sur les autres permettrait de déterminer les conséquences des extinctions et des invasions.

Pour finir, l'étude des effets à court terme des pratiques sylvicoles amène aussi certaines frustrations. Le cycle des forêts boréales étant naturellement d'une moyenne de plusieurs centaines d'années, étudier les effets de coupes sylvicoles après deux ans, et sur une seule génération peut sembler futile. Ce travail a permis néanmoins de mieux comprendre comment les communautés du sol répondent aux perturbations, ainsi que de développer des méthodes permettant de remplir cet objectif. Il serait nécessaire d'étudier l'évolution de ces réponses sur plusieurs années, et sur plusieurs générations de plantation. Nous pourrions ainsi savoir si les réponses à court terme influencent le fonctionnement des communautés à long terme. Le site expérimental, bien que pertinent pour répondre à la question principale, n'était pas adéquat pour réaliser mon étude multitrophique. En effet, les traitements étaient situés sur des gradients confondus de prélèvement de biomasse, et de perturbation du sol. Il était donc difficile pour moi de discerner les effets respectifs des variables environnementales, et donc des interactions interspécifiques. Il aurait fallu, par exemple, avoir un traitement sans perturbation du sol, avec et sans débris ligneux, et un traitement avec perturbation complète du sol, avec débris. Cette observation démontre qu'une étude multitrophique ne se fait pas seulement en rassemblant les données d'inventaires de nombreuses espèces, mais aussi avec un plan expérimental adapté.

L'étude des réseaux écologiques est en expansion, notamment grâce à l'élaboration de base de données à accès ouvert. Cependant, le travail collaboratif est essentiel pour la réalisation de ces études. Les inventaires, l'identification des espèces, et l'interprétation des résultats nécessitent une expertise solide au sujet des espèces considérées.

5.7 Conclusion

La prise en compte des interactions entre organismes du sol est cruciale afin de comprendre le fonctionnement de ces communautés. L'importante diversité d'organismes, et le grand nombre de rétroactions rendent difficile l'étude des réseaux trophiques du sol. Nous avons montré que les approches par traits, et par réseau, permettaient d'analyser ces communautés, en prenant en compte leurs interactions. Bien que nous n'ayons pas pu dénouer entièrement la complexité de leur fonctionnement, nous avons contribué à un certain nombre d'avancées scientifiques. Premièrement, nous avons démontré la pertinence des approches utilisées pour étudier des communautés multitrophiques. Deuxièmement, nous avons montré comment les traits déterminent la structure, et le fonctionnement des réseaux trophiques du sol. Et troisièmement, nous avons montré que malgré un fonctionnement complexe, il était relativement facile de comprendre la réponse de ces communautés aux perturbations. Cependant, il était plus difficile de déterminer les effets de ces réponses sur le fonctionnement des écosystèmes. La documentation des traits, et des interactions, entre décomposeurs (microbes et faune), et détritiques, devrait permettre de mieux comprendre les effets d'un changement de structure du réseau sur les processus écosystémiques, et principalement sur les processus de décomposition.

ANNEXE A : GLOSSAIRE

Biomasse forestière : matière végétale (arbres, arbuste, souches, racines et feuillages) utilisée comme bio-énergie.

Communauté multi-trophique : communauté composée de différents niveaux trophiques (herbivore, carnivore...).

Complexité : Présence de multiples interactions de nature variée, dans un système.

Connectance : (Nombre de liens / nombre d'espèce²) Proportions de liens potentiels qui sont réalisés

Espèce clé de voute : espèce dont la présence dans une communauté est essentiel pour la survie des autres espèces, ou pour le fonctionnement de la communauté.

Fonction écosystémique¹ : processus ou attributs physiques, chimiques et biologiques qui contribuent à l'auto-maintenance de l'écosystème, incluant les flux d'énergie, le cycle des nutriments, la filtration, la transformation des pollutions, et la régulation de populations.

Fonctionnel : relatif aux fonctions des organismes ou des communautés, définies par leurs traits, et par les traits des organismes les composant, respectivement.

Interaction trophique : flux de matière d'une ressource à un consommateur.

Liens : interaction entre deux noeuds d'un réseau.

Noeuds : composant d'un réseau, dans un réseau écologique, ce sont les espèces.

Régulation trophique : façon dont la biomasse des espèces est principalement régulée (bottom-up : par la disponibilité en ressources, top-down : par la pression de prédation).

Réseau : ensemble interconnecté par des flux.

Stabilité : Capacité du réseau à supporter une perturbation, correspond à la combinaison de la résistance et la résilience.

Structure du réseau : distribution des espèces et des interactions dans une communauté. Se définit par le calcul de propriétés du réseau.

Structure fonctionnelle : distribution des valeurs de traits des organismes d'une communauté. Se définit par le calcul d'indices de diversité fonctionnelle.

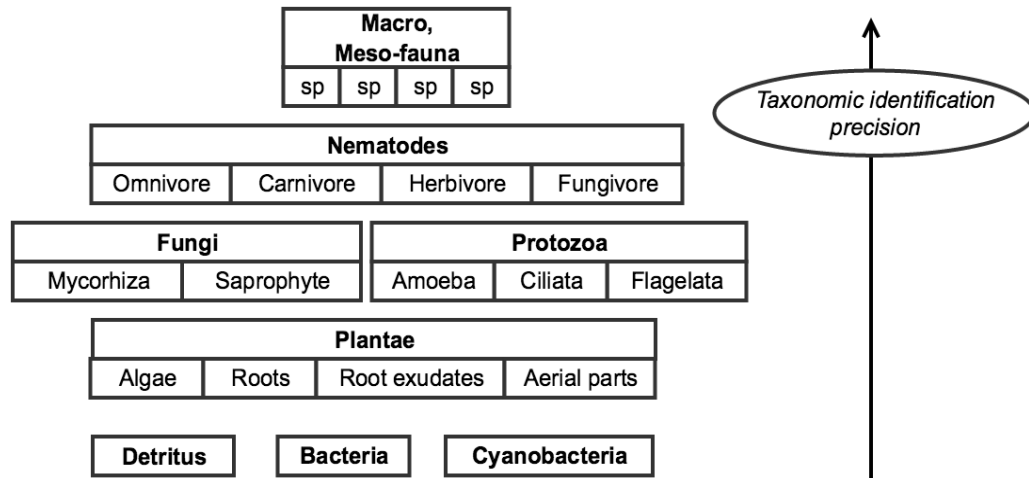
Trait : Caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique mesurable au niveau individuel, de la cellule à l'organisme complet, sans référence à l'environnement ou à tout niveau d'organisation.

Trait d'effet : Tout trait qui reflète les effets d'une espèce sur les conditions environnementales, la communauté ou les propriétés de l'écosystème.

Trait de réponse : Tout trait dont l'attribut varie en réponse aux changements des conditions environnementales.

ANNEXE B : ANNEXES DU CHAPITRE 2

Annexe B.1



Identification level of each taxa in the study of Digel et al. (2014). Concerning the independent interactions dataset, all identifications were recorded at the species level (from primary sources).

Annexe B.2 : references of the litterature sources we used for the independent dataset

Adl, C	2003	Enchytraeids [Chapter 35]	
Andrassy, I	1976	Aglenchus costatus.	C.I.H. Descriptions of plant-parasitic Nematodes 6/80:1-2
Andr�n, O & Schn�rer, J	1985	Barley straw decomposition with varied levels of microbial grazing by Folsomia fimetaria (L.) (Collembola, Isotomidae).	Oecologia 68:57-62
Bakonyi, G	1998	Nitrogen turnover of Sinella coeca (Colembola: Entomobryidae)	European Journal of Entomology 95:321-326
Balog, A., Marko, V., Szarvas, P.	2008	Dominance, activity density and prey preferences of rove beetles (Coleoptera:Staphylinidae) in conventionally treated Hungarian agro-ecosystems	Bulletin of Entomological Research 98(4):343-353
Bardgett, R.D. ,Wardle, D.A	2003	Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities	Ecology. 84(9): 2258-2268
Bardgett, R.D., Whittaker, J.B.,	1993	The diet and food preferences of Onychiurus procampatus (Collembola) from upland grassland soils	Biology and Fertility of Soils. 16(4): 296-298
Frankland, J.C.	1982	Prey-capture in a ground-beetle larva	Animal Behaviour. 30(1): 203-204
Bauer, T.		Prey capture and structure of the visual space of an insect that hunts by sight on the litter layer (Notiophilus biguttatus F., Carabidae, Coleoptera)	Behavioral Ecology and Sociobiology. 8(2): 91-97
Bauer, T.	1981		
Benamu, M.A., Sanchez, N.E.,	2011	Postembryonic development and population parameters of Alpaida veniliae (Araneae, Araneidae), reared in the laboratory	Journal of Natural History. 45(25-26): 1607-1617
Gonzalez, A.			
Bilising, S.W.	1920	Quantitative studies in the food of spiders	The Ohio Journal of Science. 20(7):215-260
Bongers, T. & BongersM.	1998	Functional diversity of nematodes	Applied Soil Ecology
Bonkowski, M., & Schaefer, M.	1996	Trophische Interaktionen von Regenw�rmern und Protozoen	VERHANDLUNGEN-GESELLSCHAFT F�R OKOLOGIE. 26: 283-286.
Briggs, J. B.	1965	Biology of some ground beetles (Col., Carabidae) injurious to strawberries.	Bulletin of Entomological Research , 56 (01), 79-93.
Briones, M. J. I., Ineson, P., & Sleep, D.	1999	Use of 13C to determine food selection in collembolan species.	Soil Biology and Biochemistry , 31 (6), 937-940.
Casida, L. E.	1988	Minireview: Nonobligate bacterial predation of bacteria in soil.	Microbial ecology , 15 (1), 1-8.
Casida, L. E.	1989	Arthrobacter species as a prey cell reservoir for nonobligate bacterial predators in soil	Canadian journal of microbiology , 35 (5), 559-564.
Childers, C. C., & Rock, G. C.	1981	Observations on the occurrence and feeding habits of Balaustium pulmani (Acari: Erythraeidae) in North Carolina apple orchards	. International Journal of Acarology , 7(1-4), 63-68.
Coaker, T. H., & Williams, D. A.	1970	The importance of some carabidae and staphylinidae as predators of the cabbage root fly Erioischia brassicae (Bouche).	Entomologia experimentalis et applicata , 6 (2), 156-164.
Cohen, J. E., & Mulder, C.	2014	Soil invertebrates, chemistry, weather, human management, and edaphic food webs at 135 sites in the Netherlands . SIZEMER	Ecology , 95 (2), 578-578.
Colfer, R. G., & Rosenheim, J. A.	2001	Predation on immature parasitoids and its impact on aphid suppression	Oecologia , 126 (2), 292-304.
Cooke, R. C., & Godfrey, B. E. S.	1964	A key to the nematode-destroying fungi.	Transactions of the British Mycological Society , 47 (1), 61-74.
Cortet, J., Joffre, R., Elmholt, S., &		Increasing species and trophic diversity of mesofauna affects fungal biomass , mesofauna community structure and organic matter decomposition processes	Biology and Fertility of Soils , 37 (5), 302-312.
Krogh, P. H.	2003		
Croft, B. A., Pratt, P. D., Koskela, G., &		Predation, reproduction, and impact of phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae) on cyclamen mite (Acari: Tarsonemidae) on strawberry	Journal of economic entomology , 91 (6), 1307-1314.
Kaufman, D.	1998		
Culin, J. D., & Yeargan, K. V.		Feeding behavior and prey of Neoscona arabesca [Araneae : Araneidae] and Tetragnatha laboriosa [Araneae : Tetra gnathidae] in soybean	Entomophaga , 27 (4), 417-423.
Davey, J. S., Vaughan, I. P., Andrew King, R., Bell, J. R., Bohan, D. A., Bruford, M. W., Holand M. H., & Symondson, W. O.	1982	Intraguild predation in winter wheat: prey choice by a common epigeal carabid consuming spiders	Journal of Applied Ecology , 50 (1), 271-279.
David, J. F., & Handa, I. T.	2013	The ecology of saprophagous macroarthropods (millipedes, woodlice) in the context of global change.	Biological Reviews , 85 (4), 881-895.
Dean, D. A., Sterling, W. L., & Horner, N. V.	2010		
	1982	Spiders in eastern texas cotton fields	Journal of Arachnology , 251-260.

Dempster, J. P., Richards, O. W., & Waloff, N.	1959	Carabidae as predators on the pupal stage of the chrysomelid beetle, <i>Phytodecta olivacea</i> (Forster)	<i>Oikos</i> , 10 (1), 65-70.
Doncaster, C. C.	1966	Nematode feeding mechanisms. 2.Observations on <i>Ditylenchus destructor</i> and <i>D.myceliophagus</i> feeding on <i>Botrytis cinerea</i> .	<i>Nematologica</i> , 12 (3), 417-427.
Driscoll, D. A., & Weir, T. O. M.	2005	Beetle Responses to Habitat Fragmentation Depend on Ecological Traits, Habitat Condition, and Remnant Size	<i>Conservation Biology</i> , 19 (1), 182-194.
Eitzinger, B., Micic, A., Körner, M., Traugott, M., & Scheu, S.	2013	Unveiling soil food web links: New PCR assays for detection of prey DNA in the gut of soil arthropod predators	<i>Soil Biology and Biochemistry</i> , 57 , 943-945.
Endlweber, K., Ruess, L., & Scheu, S.	2009	Collembola switch diet in presence of plant roots thereby functioning as herbivores	<i>Soil Biology and Biochemistry</i> , 41 (6), 1151-1154.
Faber, J. H.	1991	FORUM classification of soil fauna : a new approach	<i>Oikos</i> , 110-117.
Filser, J.	2002	The role of collembola in carbon and nitrogen cycling in soil	<i>Pedobiologia</i> , 46 (3), 234-245.
Foissner, W.	1999	Soil protozoa as bioindicators: pros and cons, methods, diversity, representative examples	<i>Agriculture, Ecosystems & Environment</i> , 74 (1), 95-112.
Foster, G. N.	1972	The population dynamics of aphids infesting potato	Doctoral dissertation, University of Newcastle upon Tyne
Frank, J. H.	1967	A serological method used in the investigation of the predators of the pupal stage of the winter moth, <i>Operophtera brumata</i> (L.)(Hydriomenidae)	<i>Quaestiones entomologicae</i> , 3 (95), 105.
Friman, V. P., Lindstedt, C., Hiltunen, T., Laakso, J., & Mappes, J.	2009	Predation on multiple trophic levels shapes the evolution of pathogen virulence	<i>PloS one</i> , 4 (8), e6761.
Gilmore, S. K., & Potter, D. A.	1993	Potential role of Collembola as biotic mortality agents for entomopathogenic Nematodes.	<i>Pedobiologia (Germany)</i> .
Luff, M. L.	1974	Adult and larval feeding habits of <i>Pterostichus madidus</i> (F.)(Coleoptera: Carabidae).	<i>Journal of Natural History</i> , 8 (4), 403-409.
Greenstone, M. H., Rowley, D. L., Weber, D. C., Payton, M. E., & Hawthorne, D. J.	2007	Feeding mode and prey detectability half-lives in molecular gut-content analysis: an example with two predators of the Colorado potato beetle	<i>Bulletin of entomological research</i> , 97 (02), 201-209.
Greenstone, M. H., & Shufran, K. A.	2003	Spider predation : species-specific identification of gut contents by polymerase chain reaction	<i>Journal of Arachnology</i> , 31(1), 131-134.
Hansen, R. A.	1999	Red oak litter promotes a microarthropod functional group that accelerates its decomposition.	<i>Plant and soil</i> , 209(1), 37-45.
Harris, J. R. W., & Usher, M. B.	1978	Laboratory studies of predation by the grassland mite <i>Pergamasus longicornis</i> Berlese and their possible implication for the dynamics of populations of Collembola	<i>Scientific Proceedings of the Royal Dublin Society (A)</i> (Vol. 6, pp. 143-153).
Hartenstein, R.	1962	Life history studies of <i>Pergamasus crassipes</i> and <i>Amblygamasus septentrionalis</i> (Acarina:Parasitidae).	<i>Annals of the Entomological Society of America</i> , 55 (2), 196-202.
Hättenschwiler, S., Tiunov, A. V., & Scheu, S.	2005	Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems	<i>Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics</i> , 191-218.
Heidger, C., & Nentwig, W.	1989	Augmentation of beneficial arthropods by strip-management. 3. Artificial introduction of a spider species which preys on wheat pest insects	<i>Entomophaga</i> , 34 (4), 511-522.
Hislop, R. G., & Prokopy, R. J.	1981	Mite predator responses to prey and predator-emitted stimuli	<i>Journal of chemical ecology</i> , 7 (5), 895-904.
Holmes, P. R.	1984	A field study of predators of the grain aphid <i>Sitobion avenae</i> and its predators	<i>Bulletin of entomological Research</i> , 74 (04), 623-631.
Honek, A., Martinkova, Z., Saska, P., & Pekar, S.	2007	Size and taxonomic constraints determine the seed preferences of Carabidae (Coleoptera)	<i>Basic and Applied Ecology</i> , 8 (4), 343-353.
Honek, A., Saska, P., & Martinkova, Z.	2005	Seasonal variation in seed predation by adult carabid beetles	<i>Entomologia Experimentalis et Applicata</i> , 118 (2), 157-162.
Hooper, D.J.	1974	<i>Cephalenchus emarginatus</i> .	C.I.H. descriptions of plant-parasitic nematodes 3, 35.
Hunt, H. W., Coleman, D. C., Ingham, E. R., Ingham, R. E., Elliott, E. T., Moore, J. C., Rose, S. L., Reid, C.R. & Morley, C. R.	1987	The detrital food web in a shortgrass prairie	<i>Biology and Fertility of Soils</i> , 3 (1-2), 57-68.
Hurka, K., & Jarosik, V.	2003	Larval omnivory in <i>Amara aenea</i> (Coleoptera: Carabidae)	<i>European Journal of Entomology</i> , 100(3), 329-336.
Hussey, N. W., & Lane, J.	1956	Necrophagous coleoptera trapped in different habitats in midlothian.	<i>Entomologists Monthly Magazine</i> , 92 , 201-206.
Jørgensen, H. B., Elmholt, S., & Petersen, H.	2003	Collembolan dietary specialisation on soil grown fungi	<i>Biology and Fertility of Soils</i> , 39 (1), 9-15.

- Jørgensen, H. B., & Toft, S. 1997 Role of granivory and insectivory in the life cycle of the carabid beetle *Amara similata* *Ecological Entomology* , 22 (1), 7-15.
- Juen, A., Hogendoorn, K., Ma, G., Schmidt, O., & Keller, M. A. 2011 Analysing the diets of invertebrate predators using terminal restriction fragments *Journal of Pest Science* , 85 (1), 89-100.
- Juen, A., & Traugott, M. 2004 Detecting predation and scavenging by DNA gut-content analysis: a case study using a soil insect predator-prey system *Oecologia* , 142 (3), 344-352.
- Karg, W., Bischoff, H., Dahl, F., & Dahl, M. 1986 Acari (Acarina), Milben Unterordnung Anactinochaeta (Parasitiformes) Die freilebenden Gamasina (Gamasides), Raubmilben. Gustav Fischer.
- Klironomos, J. N., & Kendrick, W. B. 1996 Palatability of microfungi to soil arthropods in relation to the functioning of arbuscular mycorrhizae. *Biology and Fertility of Soils* , 21 (1-2), 43-52.
- Laakso, J., & Setälä, H. 1999 Sensitivity of primary production to changes in the architecture of belowground food webs *Oikos* , 57-64.
- Lassauce, A., Lieutier, F., & Bouget, C. 2012 Woodfuel harvesting and biodiversity conservation in temperate forests: Effects of logging residue characteristics on saproxylic beetle assemblages *Biological Conservation* , 147 (1), 204-212.
- Lee, Q., & Widden, P. 1996 *Folsomia candida*, a "fungivorous" collembolan, feeds preferentially on nematodes rather than soil fungi. *Soil Biology and Biochemistry* , 28 (4), 689-690.
- Lesar, C. D., & Unzicker, J. D. 1978 Life history, habits, and prey preferences of *Tetragnatha laboriosa* [Araneae : Tetragnathidae] *Environmental Entomology* , 7 (6), 879-884.
- Lindroth, C. H. 1945 Ground beetles (Carabidae) of Fennoscandia: a zoogeographical study: Part 3. General analysis with a discussion on biogeographical principles
- Luff, M. L. 1974 Adult and larval feeding habits of *Pterostichus madidus* (F.) (Coleoptera: Carabidae). *Journal of Natural History* , 8 (4), 403-409.
- Luka, H., Pfiffner, L., & Wyss, E. 1998 *Amara ovata* and *A. similata* (Coleoptera, Carabidae), zwei phytophage Laufkäferarten in Rapsfeldern. *Mitteilungen der Entomologischen Gesellschaft* , 71 , 125-131.
- Manners, A. G., Dembowski, B. R., & Healey, M. A. 2013 Biological control of western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Pergrande) (Thysanoptera: Thripidae), in gerberas, chrysanthemums and roses *Australian Journal of Entomology* , 52 (3), 246-258.
- Mansour, F. & Heimbach, U. 1993 Evaluation of lycosid, micryphantid and linyphiid spiders as predators of *Rhopalosiphum padi* (Hom.:Aphididae) and their functional response to prey density - laboratory experiments *Entomophaga*, 38(1), 79–87.
- Maraun, M., Martens, H., Migge, S., Theenhaus, A., & Scheu, S. 2003 Adding to 'the enigma of soil animal diversity': fungal feeders and saprophagous soil invertebrates prefer similar food substrates. *European Journal of Soil Biology* , 39 (2), 85-95.
- Martinkova, Z. D. E. N. K. A., Saska, P. A. V. E. L., & Honek, A. 2006 Consumption of fresh and buried seed by ground beetles *European Journal of Entomology* , 103 (2), 361-364.
- McDaniel, S. G., & Sterling, W. L. 1979 Predator determination and efficiency on *Heliothis virescens* eggs in cotton using *Environmental Entomology* , 8 (6), 1083-1087.
- McDaniel, S. G., & Sterling, W. L. 1982 Predation of *Heliothis virescens* (F.) eggs on cotton in east Texas. *Environmental Entomology* , 11 (1), 60-66.
- McDaniel, S. G., Sterling, W. L., & Dean, D. A. 1981 Predators of tobacco budworm larvae in Texas cotton. *Southwestern Entomologist* , 6 (2), 102-108.
- Mikola, J., & Setälä, H. 1998 No Evidence of Trophic Cascades in an Experimental Microbial-Based Soil Food Web *Ecology* , 79 (1), 153-164.
- Mikola, J., & Sulkava, P. 2001 Responses of microbial-feeding nematodes to organic matter distribution and predation in experimental soil habitat *Soil Biology and Biochemistry* , 33 (6), 811-817.
- Milcu, A., Partsch, S., Langel, R., & Scheu, S. 2006 The response of decomposers (earthworms, springtails and microorganisms) to variations in species and functional group diversity of plants *Oikos* , 112 (3), 513-524.
- Miller, K. V., & Williams, R. N. 1983 Biology and Host Preference of *Atheta coriaria* (Coleoptera:Staphylinidae), an egg predator of Nitidulidae and Muscidae *Annals of the Entomological Society of America* , 76 (2), 158-161.
- Miranda, F., Bylund, H., Grönberg, L., Larsson, L., & Björkman, C. 2011 Population density and killing capacity by predators of eggs and larvae of the diamondback moth in Nicaragua *Environmental entomology* , 40 (2), 333-341.
- Miresmailli, S., Bradbury, R., & Isman, M. B. 2006 Comparative toxicity of *Rosmarinus officinalis* L. essential oil and blends of its major constituents against *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) on two different host plants *Pest management science* , 62 (4), 366-371.

Mitsui, Y.	1985	Distribution and ecology of nematode-trapping fungi in Japan.	<i>JARQ</i> , 18 (3), 182-193.
Moore, J. C., Walter, D. E., & Hunt, H. W.	1988	Arthropod regulation of micro- and mesobiota in below-ground detrital food webs Foraging patterns and time budgets of the crab spiders <i>Xysticus emertoni</i> keyserling and <i>Misumena vatia</i> (Clerck) (Araneae: Thomisidae) on flowers	<i>Annual review of entomology</i> , 33 (1), 419-435. <i>Journal of Arachnology</i> , 87-94.
Morse, D. H.	1983	Ladybird <i>Coccinella spetempunctata</i> (Coleoptera:Coccinellidae) prefers toxic prèt in laboratory choice experiment	<i>European Journal of Entomology</i> , 105 (3), 431.
Nedved, O., & Salvucci, S.	2008	Bacteria and microbial-feeders modify the performance of a decomposer fungus	<i>Soil Biology and Biochemistry</i> , 33 (12), 1703-1712.
Nieminen, J. K., & Setälä, H.	2001	How do primary nutrients affect the performance and preference of forest tent caterpillars on trembling aspen	<i>The Canadian Entomologist</i> , 138 (03), 367-375.
Noseworthy, M. K., & Despland, E.	2006	Prey analysis of the spider <i>Achaearanea riparia</i> (Blackw.) (Araneae, Theridiidae), a generalist predator in winter wheat fields	<i>Journal of Applied Entomology</i> , 106 (1-5), 425-431.
Nyffeler, M., & Benz, G.	1988	Feeding ecology of the orb-weaving spider <i>Argiope aurantia</i> [Araneae : Araneidae] in a cotton agroecosystem	<i>Entomophaga</i> , 32 (4), 367-375.
Nyffeler, M., Dean, D. A., & Sterling, W. L.	1987	Prey records of the web-building spiders <i>Dictyna segregata</i> (Dictynidae), <i>Theridion australe</i> (Theridiidae), <i>Tidarren haemorrhoidale</i> (Theridiidae), and <i>Frontinella pyramitela</i> (Linyphiidae) in a cotton agroecosystem	<i>The Southwestern Naturalist</i> , 215-218.
Panesar, T. S., & Marshall, V. G.	2003	Monograph of soil nematodes from coastal douglas-fir forests in British Columbia	
Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Vendramini, F., Cornelissen, J. H., Gurvich, D. E., & Cabido, M.	2003	Leaf traits and herbivore selection in the field and in cafeteria experiments	<i>Austral Ecology</i> , 28 (6), 642-650.
Ponge, J. F.	1991	Food resources and diets of soil animals in a small area of Scots pine litter	<i>Geoderma</i> , 49 (1-2), 33-62.
Preap, V., Zalucki, M. P., Jahn, G. C., & Nesbitt, H. J.	2001	Effectiveness of Brown Planthopper Predators : Population suppression by two species of spider, <i>Pardosa pseudoannulata</i> (Araneae, Lycosidae) and <i>Araneus inustus</i> (Araneae, Araneidae)	<i>Journal of Asia-Pacific Entomology</i> , 4 (2), 187-193.
Randall, J. B.	1982	Prey records of the green lynx spider, <i>Peucetia viridans</i> (Hentz) (Araneae, Oxyopidae)	<i>Journal of Arachnology</i> , 19-22.
Rouified, S., Handa, I. T., David, J. F., & Hättenschwiler, S.	2010	The importance of biotic factors in predicting global change effects on decomposition of temperate forest leaf litter.	<i>Oecologia</i> , 163 (1), 247-256.
Rusek, J.	1998	Biodiversity of Collembola and their functional role in the ecosystem	<i>Biodiversity & Conservation</i> , 7 (9), 1207-1219.
Rusek, J.	1989	Ecology of Collembola. In 3rd International Seminar of Apterygota (R.Dallai ed.)	<i>Biodiversity & Conservation</i> , 7 (9), 1207-1219.
Salmon, S., & Ponge, J. F.	1999	Distribution of <i>Heteromurus nitidus</i> (Hexapoda, Collembola) according to soil acidity: interactions with earthworms and predator pressure.	<i>Soil Biology and Biochemistry</i> , 31 (8), 1161-1170.
Saska, P.	2008	Granivory in terrestrial isopods.	<i>Ecological Entomology</i> , 33 (6), 742-747.
Saska, P., & Jarosik, V.	2001	Laboratory study of larval food requirements in nine species of <i>Armata</i> (Coleoptera: Carabidae)	<i>Plant Protection Science-UZPI (Czech Republic)</i> .
Schausberger, P.	1997	Inter- and intraspecific predation on immatures by adult females in <i>Euseius finlandicus</i> , <i>Typhlodromus pyri</i> and <i>Kampimodromus aberrans</i> (Acari: Phytoseiidae)	<i>Experimental & applied acarology</i> , 21 (3), 131-150.
Schausberger, P., & Walzer, A.	2000	Combined versus single species release of predaceous mites: predator-predator interactions and pest suppression	<i>Biological Control</i> , 20 (3), 269-278.
Schneider, K., Renker, C., & Maraun, M.	2005	Oribatid mite (Acari, Oribatida) feeding on ectomycorrhizal fungi.	<i>Mycorrhiza</i> , 16 (1), 67-72.
Siddiqi, M. R.	1986	Tylenchida, Parasites of Plants and Insects. Suppressive biological factors influence populations of root lesion nematode (<i>Pratylenchus thornei</i>) on wheat in vertosols from the northern grain-growing region of Australia	CABI. <i>Australasian Plant Pathology</i> , 40 (4), 416-429.
Stirling, G. R.	2011	A study of feeding by polyphagous predators on cereal aphids using ELISA and gut dissection	<i>Journal of Applied Ecology</i> , 907-933.
Sunderland, K. D., Crook, N. E., Stacey, D. L., & Fuller, B. J.	1987		

Sunderland, K. D.	1975	The diet of some predatory arthropods in cereal crops	<i>Journal of Applied Ecology</i> , 507-515.
Sunderland, K. D., Fraser, A. M., & Dixon, A. F. G.	1986	Field and laboratory studies on money spiders (Linyphiidae) as predators of cereal aphids	<i>Journal of Applied Ecology</i> , 433-447.
Sunderland, K. D., & Vickerman, G. P.	1980	Aphid feeding by some polyphagous predators in relation to aphid density in cereal fields.	<i>Journal of Applied Ecology</i> , 389-396.
Symondson, W. O. C., Glen, D. M.,		Do earthworms help to sustain the slug predator <i>Pterostichus melanarius</i> (Coleoptera: Carabidae)	<i>Molecular Ecology</i> , 9 (9), 1279-1292.
Erickson, M. L., Liddell, J. E., & Langdon, C. J.	2000	within crops ? Investigations using monoclonal antibodies	
Szujecki, A.	1965	Observations on the development and biology of <i>Philonthus fuscipennis</i> (Mannh.) (Coleoptera, Staphylinidae).	Fragmenta faunistica, 11(11)
Thomas, R. S., Harwood, J. D., Glen, D.	2009	Tracking predator density dependence and subterranean predation by carabid larvae on slugs using monoclonal antibodies	<i>Ecological Entomology</i> , 34 (5), 569-579.
M., & Symondson, W. O. C.		Laboratory studies of weed seed predation by carabid beetles	In <i>BRIGHTON CROP PROTECTION CONFERENCE WEEDS</i> (Vol. 2, pp. 571-572).
Tooley, A., Froud-Williams, R. J.,	1999	Etude ultrastructurale des processus de biodégradation. II. Modèle enchytraeides-litière de feuillus	<i>Pedobiologia</i> .
Boatman, N. D., & Hollandj, J. M.	1982		
Toutain, F., Villemain, G., Albrecht, A., & Reisinger, O.		Effects of nitrogen deposition on animal-mediated nitrogen mobilization in coniferous litter.	<i>Biology and fertility of soils</i> , 8 (3), 255-259.
Verhoef, H. A., Dorel, F. G., & Zoomer, H. R.	1989		
Weinreich, E.	1968	Über den Klebfangapparat der imagines von <i>Stenus</i> Lart. (Coleopt.Staphylinidae) mit ein Beitrag zur Kenntniss der Jugendstadien dieser Gattung	<i>Zeitschrift für Morphologie der Tiere</i> , 62 (2), 162-210.
Whitcomb, W. H., & Bell, K. O.	1964	Predaceous insects, spiders, and mites of Arkansas cotton fields	
Wratten, S. D., Bryan, K., Coombes, D., & Sopp, P.	1984	Evaluation of polyphagous predators of aphids in arable crops	<i>Proceeding 1984 Crop Protection Conference: Pest and Diseases</i> (pp. 261-270).
Yeates, G. W., Bongers, T., De Goede, R. G. M., Freckman, D. W., & Georgieva, S. S.	1993	Feeding habits in nematode families and genera - an outline for soil ecologists	<i>Journal of nematology</i> , 25 (3), 315.
Zhao, C., Griffin, J. N., Wu, X., & Sun, S.	2013	Predatory beetles facilitate plant growth by driving earthworms to lower soil layers	<i>Journal of Animal Ecology</i> , 82 (4), 749-758.
Zhang, Z. Q.	1992	Mites of Greenhouses. Identification, biology and control	Cabi publishing

Annexe B.3: Spearman correlation coefficients between variables

		Species number	Link number	Conne ctance	Gener ality	Vulnera bility	Chain length	Omni vory	Simila rity	Modu larity
CMM	mass	0.49	0.29	-0.31	0.44	0.14	-0.38	0.05	-0.45	0.17
	Web	0.14	0.15	0.18	0.21	0.27	0.09	0.18	0.09	-0.11
	Poison	0.5	0.65	0.45	0.63	0.6	0.28	0.6	0.14	-0.23
	herbivore	-0.13	-0.22	-0.3	-0.18	-0.25	-0.3	-0.26	-0.31	0.25
	carnivore	-0.05	0.29	0.7	0	0.34	0.89	0.74	0.27	-0.06
	fungivore	-0.09	-0.32	-0.65	-0.22	-0.38	-0.48	-0.48	-0.43	0.38
	detritivore	0	-0.34	-0.71	-0.02	-0.39	-0.82	-0.75	-0.31	0.08
	abovegroun	0.48	0.44	0.06	0.49	0.38	-0.26	0.21	-0.22	-0.16
	belowgroun	-0.3	-0.49	-0.47	-0.36	-0.51	-0.07	-0.52	-0.07	0.28
	Taxonomy1	0.32	0.11	-0.37	0.28	-0.05	-0.59	-0.23	-0.51	0.04
	Taxonomy2	-0.08	0.02	0.13	-0.08	0.03	-0.16	0.07	-0.24	-0.24
	toughness	-0.21	-0.01	0.33	-0.14	0.12	0.38	0.26	0.49	-0.1
	mobility	-0.03	0.25	0.63	0.03	0.36	0.42	0.39	0.4	-0.35
FD	Frichness	0.71	0.58	-0.06	0.62	0.44	-0.2	0.19	0.03	-0.12
	Feveness	0.05	-0.07	-0.21	0.05	-0.14	-0.44	-0.06	-0.48	0.03
Prop	Species number	1	0.86	0.06	0.91	0.75	0.06	0.32	0.16	-0.04
	Link number	0.86	1	0.48	0.84	0.92	0.36	0.63	0.35	-0.22
	Connectanc	0.06	0.48	1	0.2	0.56	0.59	0.68	0.45	-0.5
	Generality	0.91	0.84	0.2	1	0.72	0.08	0.32	0.19	-0.19
	Vulnerability	0.75	0.92	0.56	0.72	1	0.43	0.69	0.46	-0.33
	Chain length	0.06	0.36	0.59	0.08	0.43	1	0.75	0.36	0
	Omnivory	0.32	0.63	0.68	0.32	0.69	0.75	1	0.27	-0.06
	Similarity	0.16	0.35	0.45	0.19	0.46	0.36	0.27	1	-0.23
	Modularity	-0.04	-0.22	-0.5	-0.19	-0.33	0	-0.06	-0.23	1
CW	Mass	0.4	0.17	-0.43	0.32	0	-0.44	-0.07	-0.51	0.25
	Taxonomy1	0.23	-0.06	-0.52	0.09	-0.18	-0.51	-0.32	-0.49	0.18
	Taxonomy2	-0.29	-0.11	0.27	-0.34	0.02	0.15	0.13	0.02	-0.25
	Toughness	-0.22	-0.51	-0.72	-0.28	-0.6	-0.71	-0.79	-0.36	0.17
	Mobility	0.17	-0.08	-0.43	0.11	-0.19	-0.65	-0.4	-0.36	-0.1

ANNEXE C : ANNEXES DU CHAPITRE 3

Annexe C.1 : Detailed description of the traits used in this study

Group	Trait	Trait format	Description	Unit	Source
Vegetation	SLA	Continuous	Specific leaf area (SLA) is the one-sided area of fresh leaf, divided by its oven-dry mass		TOPIC
	N	Continuous	LeafN content	%	TOPIC
	Ligneous	Boolean	Ligneous (1) or herbaceous (0)		TOPIC
	Seed production	Continuous	> 1000, 1 to 20, 20 to 1000	$g \cdot year^{-1}$	TOPIC
	Lateral extension	Categorical	Lateral root spreading (limited, clonal compact, clonal intermediate, clonal extensive)		TOPIC
	Plant height	Continuous	Shortest distance between the upper boundary of the main photosynthetic tissues on a plant and the ground level	cm	TOPIC
	Root depth	categorical	Deep phanerophyte, superficial phanerophyte, other deep Raunkier life forms (includes tap roots), other intermediary Raunkier life forms, other superficial Raunkier life forms		TOPIC
Springtails	Vertical position in soil	categorical	Euedaphic, hemiedaphic, epiedaphic		Measured*
	Mouthparts complexity type	Ordinal	reduced : mostly predator and necrophage, normal : mostly microbivore, complex : mostly detritivore		Measured
	Average body length	Continuous	mean of body length	mm	Measured
Oribatid mites	Vertical position in soil	Categorical	Hemiedaphic, euedaphic, epiedaphic		Measured*
	Chelicerae shape	Categorical	Compacted : mostly detritivore; Normal : mostly microbivore; Elongated : mostly predators		Measured
Rove beetles	Body length	Continuous	Mean of body length	mm	Measured
	Moisture preference	Categorical	Dry, mesic, moist		Literature
	Feeding guild	Categorical	Carnivore, fungivore		Literature

Ground beetles	Body length	Continuous	minimum body length	mm	Literature
	Elytron length	Categorical	Aborted elytron, reduced elytron, body covered by elytron		Literature
	Moisture preferences	Categorical	dry, mesic, moist		CRITTER
	Light preferences	categorical	Low, moderate, high		CRITTER
	Feeding guild	Categorical	Granivore, carnivore, mollusk eater		CRITTER
	Non documented	Boolean	1 if feeding guild is not documented, else 0		CRITTER
Spiders	Wing	Categorical	Brachypterous, Dimorphic, Macropterous		CRITTER
	Body length	Continuous	Average between the minimum and maximum body length	mm	CRITTER
	Moisture and light preferences	Ordinal	0 to 1		CRITTER
	Web builders	Boolean	0 or 1 for sheet web builders, orb weavers, wandering sheet/tangle weavers, space web weavers		CRITTER
	Runners	Boolean	0 or 1 for ground runners, ambushers, stalkers, foliage runners		CRITTER
	Non documented hunting strategy	Boolean	0 if runners or web builders, 1 if non documented		CRITTER
	Body length	Continuous	Female body length (total length)	mm	CRITTER
	Diel activity	Categorical	Nocturnal, diurnal, not documented		CRITTER

*Determined according to several traits (see *Rousseau et al., (in prep)* for details.)

Appendix C.2 : Environmental variables measured

Variable	Unit	Measurement	Location	Scale	Period
Maximum soil temperature	°C	CR10x data loggers	soil at 10 cm depth	Plot	August 21 to 27
Mean soil temperature	°C	CR10x data loggers	soil at 10 cm depth	Plot	August 21 to 27
Forest floor thickness (in comparison to mineral)		Graduated scale	10 first cm of the soil	Plot	May 2014
Soil relative humidity	%	Difference between fresh and dried weight	moss and soil	Plot	May 2014
Bulk density	$g.m^{-3}$	Dried weight relative to the sample volume	0-15 cm soil strata	Plot	May 2014
pH		pH meter (water)	15 cm soil strata	Plot	May 2014
Soil C and nutrient	%	Combustion, spectrophotometer	0-15 cm soil strata	Plot	May 2014
Substrate cover	%	Point count	Transect	Subplot	July 2014
Microcosm temperature	°C	Data loggers	Microcosm	Plot	May to October 2014

Appendix C.3

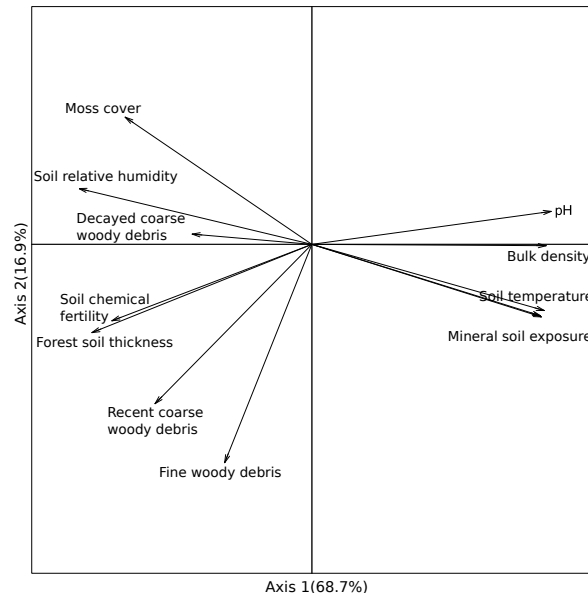
Result of the VIF regression for mineral soil exposure

pH	Soil chemistry index	Bulk density	Soil temperature	Soil max temperature	Mineral soil exposure
1.483	-1.140	1.361	1.359	1.243	1.264
1.483	-1.140	1.361	1.359	1.243	1.065
-0.675	-0.221	-0.894	-1.236	-1.161	-1.180
-0.675	-0.221	-0.894	-1.236	-1.161	-1.180
-1.070	2.285	-1.245	-0.123	-0.082	0.078
-1.070	2.285	-1.245	-0.123	-0.082	-0.036
1.338	-1.164	1.321	0.805	1.243	1.170
1.338	-1.164	1.321	0.805	1.243	1.165
-1.000	0.713	-1.132	-1.194	-1.161	-1.180
-1.000	0.713	-1.132	-1.194	-1.161	-1.180
-0.091	0.149	0.064	0.248	-0.082	0.254
-0.091	0.149	0.064	0.248	-0.082	0.315
1.528	-1.155	1.202	1.173	1.243	1.288
1.528	-1.155	1.202	1.173	1.243	1.317
-0.424	0.260	-0.525	-1.033	-1.161	-1.180
-0.424	0.260	-0.525	-1.033	-1.161	-1.180
-0.831	0.391	0.457	-0.164	-0.082	-0.311
-0.831	0.391	0.457	-0.164	-0.082	-0.050
1.179	-1.031	0.898	1.354	1.243	1.279
1.179	-1.031	0.898	1.354	1.243	1.108
-0.614	0.066	-0.464	-1.194	-1.161	-1.180
-0.614	0.066	-0.464	-1.194	-1.161	-1.180
-0.330	-0.059	-0.444	-0.065	-0.082	-0.487
-0.330	-0.059	-0.444	-0.065	-0.082	0.083
1.182	-1.139	1.389	1.307	1.243	1.179
1.182	-1.139	1.389	1.307	1.243	1.198
-0.938	0.885	-1.320	-1.238	-1.161	-1.180
-0.938	0.885	-1.320	-1.238	-1.161	-1.180
-0.736	1.159	-0.666	0.002	-0.082	0.054
-0.736	1.159	-0.666	0.002	-0.082	-0.131

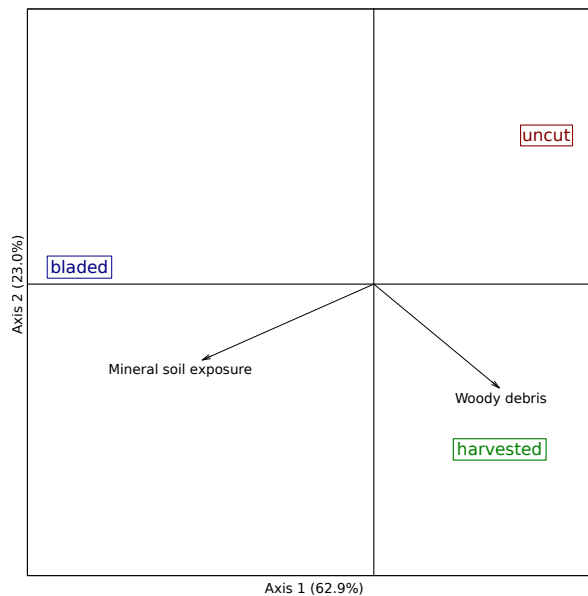
Result of the VIF regression for woody debris

pH	FWD	CWDd	CWDr
1.483	-0.735	-0.605	-0.979
1.483	-0.735	-0.605	-0.979
-0.675	-0.640	3.277	0.755
-0.675	-0.640	3.277	0.755
-1.070	0.804	0.973	0.980
-1.070	0.804	0.973	0.980
1.338	-0.735	-0.605	-0.979
1.338	-0.735	-0.605	-0.979
-1.000	-0.681	-0.251	-0.311
-1.000	-0.681	-0.251	-0.311
-0.091	0.791	0.421	0.567
-0.091	0.791	0.421	0.567
1.528	-0.735	-0.605	-0.979
1.528	-0.735	-0.605	-0.979
-0.424	-0.569	-0.213	-0.371
-0.424	-0.569	-0.213	-0.371
-0.831	1.681	0.257	0.762
-0.831	1.681	0.257	0.762
1.179	-0.735	-0.605	-0.979
1.179	-0.735	-0.605	-0.979
-0.614	-0.694	-0.266	-0.979
-0.614	-0.694	-0.266	-0.979
-0.330	1.660	-0.130	2.301
-0.330	1.660	-0.130	2.301
1.182	-0.735	-0.605	-0.979
1.182	-0.735	-0.605	-0.979
-0.938	-0.430	-0.503	0.785
-0.938	-0.430	-0.503	0.785
-0.736	1.755	-0.542	0.409
-0.736	1.755	-0.542	0.409

Appendix C.4

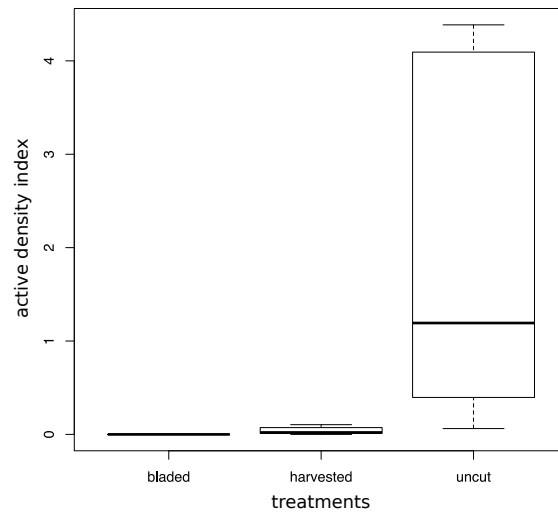


PCA of environmental variables measured. The percentages inside brackets are the percentage of the variation of environmental variables explained by each axis.

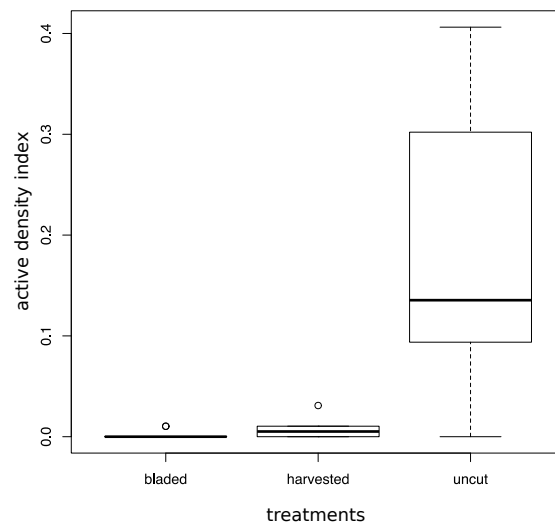


RDA of the environmental variables selected and the treatments. Uncut : uncut forest, harvested : full-tree harvested forest, bladed : full-tree harvested with bladed soil forest. The percentages inside brackets are the percentage of the variation of environmental variables explained by each axis.

Appendix C.5



Abundances of *Arion sp* in each treatment.



Abundances of *Uroblaniulus canadensis* in each treatment.

Appendix 6: Litter decomposition ANOVA test results

Contents

```
##              Df Sum Sq Mean Sq F value Pr(>F)
## System              2 1051.8   525.9   9.923 0.0018 **
## Vegetation_control    1    8.1     8.1   0.153 0.7012
## System:Vegetation_control 1   29.8   29.8   0.562 0.4649
## Residuals            15  794.9   53.0
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

##              Df Sum Sq Mean Sq F value    Pr(>F)
## System              2  772.8   386.4  15.563 4.64e-05 ***
## Mesh_size            2   79.8    39.9   1.607   0.221
## System:Mesh_size     4  199.4    49.8   2.007   0.126
## Residuals           24  595.9    24.8
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

##
## Call:
## aov(formula = fitDtm)
##
## Residuals:
##      Min       1Q   Median       3Q      Max
## -8.546 -3.389 -0.369  2.881  9.102
##
## Coefficients:
##              Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
## (Intercept)    29.8499     3.5234   8.472 1.13e-08 ***
## SystemC         7.0985     4.5487   1.561  0.1317
## SystemF         3.5783     4.1690   0.858  0.3992
## Mesh_size2     -3.3121     4.9829  -0.665  0.5126
## Mesh_size5     -4.8778     4.5487  -1.072  0.2942
## SystemC:Mesh_size2 2.1163     6.2700   0.338  0.7387
## SystemF:Mesh_size2 0.3834     5.8958   0.065  0.9487
## SystemC:Mesh_size5 13.6265     5.9308   2.298  0.0306 *
## SystemF:Mesh_size5 3.2548     5.5338   0.588  0.5619
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## Residual standard error: 4.983 on 24 degrees of freedom
## Multiple R-squared:  0.6384, Adjusted R-squared:  0.5179
## F-statistic: 5.296 on 8 and 24 DF,  p-value: 0.0006756

##              Df Sum Sq Mean Sq F value    Pr(>F)
## System              2 30.832  15.416  67.085 4.53e-09 ***
## Mesh_size            2  0.490   0.245   1.067   0.365
## System:Mesh_size     4  0.729   0.182   0.793   0.545
## Residuals           18  4.136   0.230
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
```

```
##
## Call:
## aov(formula = fitTtm)
##
## Residuals:
##      Min       1Q   Median       3Q      Max
## -0.8392 -0.2261 -0.0335  0.1562  1.0423
##
## Coefficients:
##              Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
## (Intercept)      16.9206     0.3390  49.917 < 2e-16 ***
## SystemC          -3.0510     0.4794  -6.365 5.39e-06 ***
## SystemF          -0.5547     0.4152  -1.336  0.198
## Mesh_size2       -0.6383     0.4794  -1.332  0.200
## Mesh_size5       -0.6475     0.4794  -1.351  0.194
## SystemC:Mesh_size2  0.6372     0.6342   1.005  0.328
## SystemF:Mesh_size2  0.3080     0.5871   0.525  0.606
## SystemC:Mesh_size5  1.0394     0.6491   1.601  0.127
## SystemF:Mesh_size5  0.2518     0.5871   0.429  0.673
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## Residual standard error: 0.4794 on 18 degrees of freedom
## Multiple R-squared:  0.8857, Adjusted R-squared:  0.8349
## F-statistic: 17.43 on 8 and 18 DF,  p-value: 5.293e-07

## C F
## B 0 0
## C 1 0
## F 0 1
```

Appendix C.7 : Significance of the relationships between variables and coefficients calculated with structural equation modeling

Response variable	va-	Predictor	Estimate	Std.error	P.value	
Mineral		Ligneous plants	-0.09	0.03	0.0104	*
		Fine woody debris	-0.32	0.04	0.0000	*
n : 50		Marginal : 0.08	Conditional : 0.99			
Granivorous g.beetles		Mineral	0.13	0.02	0.0002	* * *
		Ligneous plants	0.08	0.02	0.0029	**
n : 12		Marginal : 0.86	Conditional : 0.86			
Moss		Mineral	-0.98	0.13	0.0001	* * *
		Woody debris	-0.28	0.13	0.0731	.
n : 12		Marginal : 0.83	Conditional : 0.83			
<i>Arion sp</i>		Moss	0.94	0.30	0.0144	*
n : 12		Marginal : 0.47	Conditional : 0.47			
Running spiders		Carnivorous g.beetles	3.74	1.21	0.0268	*
		Recent CWD	0.33	0.05	0.0010	* * *
		Hemiedaphic springtails	6.77	1.87	0.0153	*
		Mineral	0.38	0.09	0.0087	**
n : 12		Marginal : 0.89	Conditional : 0.89			
Carnivorous g.beetles		Fungivorous rove beetles	4.07	0.57	0.0004	* * *
		Running spiders	0.78	0.08	0.0001	* * *
		Moss	0.13	0.04	0.0304	*
n : 12		Marginal : 0.61	Conditional : 0.98			
Euedaphic oribatids		Mineral	-0.03	0.01	0.0411	*
		Woody debris	0.02	0.01	0.0858	.
		Woody debris*Mineral	-0.02	0.02	0.3839	
n : 12		Marginal : 0.79	Conditional : 0.79			
Fungivorous oribatids		Mineral	-0.01	0.01	0.3515	
		Woody debris	0.02	0.01	0.0122	*
		Woody debris*Mineral	-0.01	0.01	0.4516	
n : 12		Marginal : 0.71	Conditional : 0.71			
Hemiedaphic springtails		Moss	0.04	0.003	0.000	* * *
n : 12		Marginal : 0.92	Conditional : 0.92			

Fungivorous rove beetles	Mineral	-0.01	0.01	0.1883	
n : 12	Marginal : 0.16	Conditional : 0.16			
Web builders spiders	Herbaceous plants	0.04	0.02	0.0269	*
n : 12	Marginal : 0.40	Conditional : 0.40			
Herbaceous plants	Mineral	-0.81	0.20	0.0039	**
n : 12	Marginal : 0.59	Conditional : 0.59			
MC.temperature	Mineral	0.75	0.28	0.0452	*
n : 9	Marginal : 0.56	Conditional : 0.72			
Decomposition rate	<i>Arion sp</i>	0.70	0.15	0.0002	***
	Hemiedaphic springtails	13.46	6.28	0.00462	*
	MC.temperature	-0.29	0.26	0.2932	
	Euedaphic oribatids	-70.72	6.63	0.1231	
	Fungivorous oribatids	9.66	13.10	0.04699	
	Euedaphic fungivorous ori- batids	-1.21	107.20	0.9911	
n : 27	Marginal : 0.58	Conditional : 0.75			

The estimate gives the strength and the sign of the relationship between the response variable and the predictor, the std.error gives the standard error in the relationship, and the p.value gives the significance of the relationship. The last row gives for each response variables, the number of observations (n), the marginal R^2 and the conditional R^2 .

Appendix C.9: Species considered in this study

Phylum	Class	Order	Family	Genus	Species
Pinophyta	Pinopsida	Pinales	Pinaceae	Abies	balsamea
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Achenomorphus	corticinus
Arthropoda	Arachnida	Brachypilina	Achipteriidae	Achipteria	sp1
Arthropoda	Arachnida	Brachypilina	Achipteriidae	Achipteria	sp
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Acidota	crenata
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Acidota	subcarinata
Arthropoda	Arachnida	Brachypilina	Euphthiracaridae	Acrotitia	ardua
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Agelenidae	Agelenopsis	utahana
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Agonum	cupripenne
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Agonum	lutulentum
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Agonum	retractum
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Liocranidae	Agroeca	ornata
Monocot	Liliopsida	Poales	Poaceae	Agrostis	scabra
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Agyneta	fabra
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Agyneta	simplex
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Aleochara	fumata
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Aleochara	verna
Eudicots	Magnoliopsida	Fagales	Betulaceae	Alnus	viride
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Lycosidae	Alopecosa	aculeata
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Amaurobiidae	Amaurobius	borealis
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Amara	erratica
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Amara	laevipennis
Eudicots	Magnoliopsida	Rosales	Rosaceae	Amelanchiaer	stolonifera
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Amischa	spp.
Eudicots	Magnoliopsida	Ranunculales	Ranunculaceae	Anemone	quinquefolia
Arthropoda	Collembola	Entomobryomorpha	Isotomidae	Pseudanurophorus	binoculatus
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Aphileta	misera
Eudicots	Magnoliopsida	Gentianales	Apocynaceae	Apocynum	androsaemifolium
Eudicots	Magnoliopsida	Apiales	Araliaceae	Aralia	hispida
Eudicots	Magnoliopsida	Apiales	Araliaceae	Aralia	nudicaulis
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Lycosidae	Arctosa	alpigena
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Lycosidae	Arctosa	emertoni
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Lycosidae	Arctosa	sp
Eudicots	Magnoliopsida	Ericales	Ericaceae	Arctostaphylos	uva-ursi
Mollusca	Gastropoda	Stylommatophora	Arionidae	Arion	fuscus

Arthropoda	Collembola	Symphyleona	Arrhopalitidae	Pygmarrhopalites	amarus
Arthropoda	Collembola	Symphyleona	Arrhopalitidae	Pygmarrhopalites	benitus
Arthropoda	Collembola	Symphyleona	Arrhopalitidae	Arrhopalites	diversus
Arthropoda	Collembola	Symphyleona	Arrhopalitidae	Pygmarrhopalites	marshalli
Arthropoda	Collembola	Symphyleona	Arrhopalitidae	Pygmarrhopalites	pygmaeus
Eudicots	Magnoliopsida	Asterales	Asteraceae	Aster	macrophyllum
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Atheta	brunswickensis
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Atheta	capsularis
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Atheta	dadopora
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Atheta	frosti
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Atheta	modesta
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Atheta	pennsylvanica
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Atheta	pseudosubtilis
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Atheta	remulsa
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Athetini	spp.
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Atheta	spp.
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Atheta	strigosula
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Atheta	terranovae
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Atheta	ventricosa
Bacteria	Bacteria	Bacteria	Bacteria	Bacteria	Bacteria
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Thomisidae	Bassaniana	utahensis
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Bathyphantes	pallidus
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Bembidion	mutatum
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Bembidion	nitidum
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Bembidion	quadrimaculata
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Bolitobius	cingulatus
Arthropoda	Collembola	Poduromorpha	Brachystomellidae	Brachystomella	banksi
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Bradycellus	neglectus
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Bradycellus	semipubescens
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Amaurobiidae	Callobius	bennetti
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Calosoma	calidum
Monocot	Liliopsida	Poales	Poaceae	Calamagrostis	canadensis
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Calosoma	frigidum
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Calathus	ingratus
Arthropoda	Arachnida	Brachypilina	Crotoniidae	Camisia	sp1
Monocot	Liliopsida	Poales	Cyperaceae	Carex	adusta
Arthropoda	Arachnida	Brachypilina	Carabodidae	Carabodes	granulatus
Monocot	Liliopsida	Poales	Cyperaceae	Carex	houghtoniana

Arthropoda	Arachnida	Brachypilina	Carabodidae	Carabodes	labyrinthicus
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Carphacis	nepigonensis
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Carabus	serratus
Monocot	Liliopsida	Poales	Cyperaceae	Carex	sp
Monocot	Liliopsida	Poales	Cyperaceae	Carex	umbellata
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Corinnidae	Castianeira	descripta
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Centromerus	furcatus
Arthropoda	Arachnida	Brachypilina	Peloppiidae	Ceratoppia	quadridentata
Arthropoda	Collembola	Poduromorpha	Hypogastruridae	Ceratophysella	boletivora
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Ceratinops	crenatus
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Ceraticelus	fissiceps
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Ceraticelus	laetabilis
Arthropoda	Arachnida	Brachypilina	Ceratozetidae	Ceratozetes	mediocris
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Ceraticelus	minutus
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Ceratinopsis	nigriceps
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Araneidae	Cercidia	prominens
Arthropoda	Arachnida	Brachypilina	Peloppiidae	Ceratoppia	quadridentata
Arthropoda	Arachnida	Brachypilina	Ceratozetidae	Ceratozetes	sp2
Arthropoda	Arachnida	Brachypilina	Ceratozetidae	Ceratozetes	sp3
Arthropoda	Arachnida	Brachypilina	Ceratozetidae	Ceratozetes	thienemanni
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Chlaenius	emarginatus
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Chlaenius	sericeus
Arthropoda	Collembola	Poduromorpha	Hypogastruridae	Choreutinula	americana
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Dictynidae	Cicurina	arcuata
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Dictynidae	Cicurina	brevis
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Cicindela	longilabris
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Cicindela	tranquebarica
Monocot	Liliopsida	Liliales	Liliaceae	Clintonia	borealis
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Clubionidae	Clubiona	bishopi
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Clubionidae	Clubiona	canadensis
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Clubionidae	Clubiona	kastoni
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Clubionidae	Clubiona	kulczynskii
Eudicots	Magnoliopsida	Fagales	Myricaceae	Comptonia	peregrina
Eudicots	Magnoliopsida	Ranunculales	Ranunculaceae	Coptis	trifoliata
Eudicots	Magnoliopsida	Cornales	Cornaceae	Cornus	canadensis
Eudicots	Magnoliopsida	Fagales	Betulaceae	Corylus	cornuta
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Theridiidae	Crustulina	sticta
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Dictynidae	Cryphoeca	montana

Arthropoda	Arachnida	Araneae	Amaurobiidae	Cybaeopsis	euopla
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Cymindis	cribricollis
Monocot	Liliopsida	Orchidales	Orchidaceae	Cyperipedium	acaule
Monocot	Liliopsida	Poales	Poaceae	Danthonia	spicata
Arthropoda	Arachnida	Brachypilina	Achipteriidae	Dentachipteria	sp1
Monocot	Liliopsida	Poales	Poaceae	Deschampsia	flexuosa
Detritus	Detritus	Detritus	Detritus	Detritus	Detritus
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Dictynidae	Dictyna	coloradensis
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Dictynidae	Dictyna	foliacea
Bryophyta	Bryopsida	Dicranales	Dicranaceae	Dicranum	sp
Eudicots	Magnoliopsida	Dipsacales	Caprifoliaceae	Diervilla	Ionicera
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Diplocentria	bidentata
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Diplocephalus	cristatus
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Diplocentria	retinax
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Gnaphosidae	Drassodes	neglectus
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Gnaphosidae	Drassyllus	niger
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Dromius	piceus
Pteridophyta	Polypodiopsida	Dryopteridales	Dryopteridaceae	Dryopteris	expensa
Arthropoda	Arachnida	Macropylina	Eniochthoniidae	Hypochthoniella	crosbyi
Arthropoda	Arachnida	Macropylina	Eniochthoniidae	Hypochthoniella	minutissima
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Theridiidae	Enoplognatha	marmorata
Arthropoda	Collembola	Entomobryomorpha	Entomobryidae	Entomobrya	sp3
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Eperigone	maculata
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Eperigone	sp 1
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Eperigone	trilobata
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Eperigone	tridentata
Eudicots	Magnoliopsida	Myrtales	Onagraceae	Epilobium	angustifolium
Eudicots	Magnoliopsida	Ericales	Ericaceae	Epigea	repens
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Erigone	arctica arctica
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Eridantes	utibilis
Arthropoda	Arachnida	Brachypilina	Phenopelopidae	Eupelops	sp1
Arthropoda	Arachnida	Brachypilina	Phenopelopidae	Eupelops	sp2
Eudicots	Magnoliopsida	Malpighiales	Euphorbiaceae	Euphorbia	sp
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Theridiidae	Euryopis	argentata
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Theridiidae	Euryopis	funnebris
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Eusphalerum	pothos
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Salticidae	Evarcha	hoi
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Floricomus	plumalis

Arthropoda	Collembola	Entomobryomorpha	Isotomidae	Folsomia	candida
Arthropoda	Collembola	Entomobryomorpha	Isotomidae	Folsomia	nivalis
Arthropoda	Collembola	Poduromorpha	Neanuridae	Frisea	mirabilis
Fungi	Fungi	Fungi	Fungi	Fungi	Fungi
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Gabrius	microphthalmus
Eudicots	Magnoliopsida	Gentianales	Rubiaceae	Galium	triflorum
Eudicots	Magnoliopsida	Ericales	Ericaceae	Gaultheria	hispidula
Eudicots	Magnoliopsida	Ericales	Ericaceae	Gaultheria	procumbens
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Gnaphosidae	Gnaphosa	microps
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Gnaphosidae	Gnaphosa	muscorum
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Gnaphosidae	Gnaphosa	parvula
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Gonatium	crassipalpus
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Grammonota	angusta
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Salticidae	Habronattus	calcaratus maddisoni
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Salticidae	Habronattus	waughii
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Hahniidae	Hahnia	cinerea
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Halorates	plumosus
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Gnaphosidae	Haplodrassus	bicornis
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Gnaphosidae	Haplodrassus	eunis
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Gnaphosidae	Haplodrassus	hiemalis
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Gnaphosidae	Haplodrassus	signifer
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Harpalus	affinis
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Harpalus	egregius
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Harpalus	fulvilabris
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Harpalus	fuliginosus
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Harpalus	fulvilabris
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Harpalus	innocuus
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Harpalus	laticeps
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Harpalus	megacephalus
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Harpalus	pennsylvanicus
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Harpalus	plenus
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Harpalus	sp
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Harpalus	sp
Arthropoda	Arachnida	Brachypilina	Scheloribatidae	Hemileius	sp1
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Heterothops	fuscus
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Heterothops	minor
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Heterothops	spp
Arthropoda	Collembola	Poduromorpha	Onychiuridae	Heteraphorura	subtenuis

Eudicots	Magnoliopsida	Asterales	Asteraceae	Hieracium	aurantiacum
Eudicots	Magnoliopsida	Asterales	Asteraceae	Hieracium	kalmii
Eudicots	Magnoliopsida	Asterales	Asteraceae	Hieracium	scabrum
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Lycosidae	Hogna	frondicola
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Hybauchenidium	cymbadentatum
Arthropoda	Arachnida	Macropylina	Eniochthoniidae	Hypochthoniella	crosbyi
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Araneidae	Hypsosinga	funebri
Arthropoda	Arachnida	Macropylina	Eniochthoniidae	Hypochthoniella	minutissima
Arthropoda	Collembola	Poduromorpha	Hypogastruridae	Hypogastrura	perplexa
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Araneidae	Hypsosinga	rubens
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Ischnosoma	fimbriatum
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Ischnosoma	pictum
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Islandiana	flaveola
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Islandiana	longisetosa
Arthropoda	Collembola	Entomobryomorpha	Isotomidae	Isotoma	anglicana
Arthropoda	Collembola	Entomobryomorpha	Isotomidae	Isotoma	blufusata
Arthropoda	Collembola	Entomobryomorpha	Isotomidae	Isotoma	flora
Arthropoda	Collembola	Entomobryomorpha	Isotomidae	Isotomiella	minor
Arthropoda	Collembola	Entomobryomorpha	Isotomidae	Isotoma	neglecta
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Dictynidae	Lathys	pallida
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Lathrobium	washingtoni
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Lebia	fusata
Eudicots	Magnoliopsida	Ericales	Ericaceae	Ledum	groenlandicum
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Lepthyphantes	alpinus
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Leptusa	brevicollis
Arthropoda	Collembola	Entomobryomorpha	Entomobryidae	Lepidocyrtus	curvicollis
Arthropoda	Collembola	Entomobryomorpha	Entomobryidae	Lepidocyrtus	helenae
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Lepthyphantes	intricatus
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Lepthyphantes	turbatrix
Lichen	Lichen	Lichen	Lichen	Lichen	Lichen
Eudicots	Magnoliopsida	Dipsacales	Caprifoliaceae	Linnea	borealis
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	NULL	sp
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Liocranidae	NULL	sp
Eudicots	Magnoliopsida	Dipsacales	Caprifoliaceae	Lonicera	sp
Eudicots	Magnoliopsida	Dipsacales	Caprifoliaceae	Lonicera	sp
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Lordithon	facilis
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Lordithon	fungicola
Pteridophyta	Lycopodiopsida	Lycopodiales	Lycopodiaceae	Lycopodium	obscurum

Arthropoda	Arachnida	Araneae	Lycosidae	NULL	sp
Monocot	Liliopsida	Asparagales	Asparagaceae	Maienthemum	canadensis
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Maso	sundevallii
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Megarthus	excisus
Eudicots	Magnoliopsida	Lamiales	Orobanchaceae	Melampyrum	lineare
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Mermessus	maculatus
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Mermessus	trilobatus
Arthropoda	Collembola	Poduromorpha	Tullbergidae	Mesaphorura	yosiii
Arthropoda	Collembola	Entomobryomorpha	Isotomidae	Metisotoma	grandiceps
Arthropoda	Collembola	Poduromorpha	Onychiuridae	Micraphorura	absoloni
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Micrargus	longitarsus
Arthropoda	Arachnida	Brachypilina	Oppiidae	Micropia	minus
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Gnaphosidae	Micaria	pulcra
Arthropoda	Collembola	Poduromorpha	Neanuridae	Micranurida	pygmaea
Arthropoda	Collembola	Poduromorpha	Neanuridae	Micranurida	spirillifera
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Microneta	viaria
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Thomisidae	Misumena	vatia
Eudicots	Magnoliopsida	Ericales	Ericaceae	Monotropa	hypopitys
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Myas	coracinus
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Myas	sp
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Mycetoporus	consors
Arthropoda	Arachnida	Brachypilina	Punctoribatidae	Mycobates	hyaleus
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Mycetoporus	spp.
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Hahniidae	Neoantistea	agilis
Arthropoda	Arachnida	Brachypilina	Parakalumnidae	Neoribates	aurantiacus
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Salticidae	Neon	nellii
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Nerine	clathrata
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Notiophilus	aeneus
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Notiophilus	semistriatus
Arthropoda	Arachnida	Brachypilina	Nothridae	Nothrus	silvestris
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Agelenidae	NULL	NULL
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Amaurobiidae	NULL	NULL
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Araneidae	NULL	NULL
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Corinnidae	NULL	NULL
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Gnaphosidae	NULL	NULL
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Theridiidae	NULL	NULL
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Philodromidae	NULL	NULL
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Hahniidae	NULL	NULL

Arthropoda	Arachnida	Araneae	Pisauridae	NULL	NULL
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	NULL	NULL
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Clubionidae	NULL	NULL
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Dictynidae	NULL	NULL
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Thomisidae	NULL	NULL
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Tetragnathidae	NULL	NULL
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Liocranidae	NULL	NULL
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Lycosidae	NULL	NULL
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Omalium	spp.
Arthropoda	Arachnida	Brachypilina	Oppiidae	Oppia	nitens
Arthropoda	Arachnida	Brachypilina	Oppiidae	Oppiella	nova
Arthropoda	Collembola	Entomobryomorpha	Entomobryidae	Orchesella	imitari
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Oreonetides	sp
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Oreonetides	sp 1
Arthropoda	Arachnida	Brachypilina	Oribatellidae	Oribatella	canadensis
Monocot	Liliopsida	Poales	Poaceae	Oryzopsis	asperifolia
Monocot	Liliopsida	Poales	Poaceae	Oryzopsis	canadensis
Monocot	Liliopsida	Poales	Poaceae	Oryzopsis	pungens
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Oxypoda	grandipennis
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Oxypoda	orbicollis
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Oxypoda	pseudolacustris
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Thomisidae	Ozyptila	sincera canadensis
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Thomisidae	Ozyptila	sp
Mollusca	Gastropoda	Stylommatophora	Philomycidae	Pallifera	dorsalis
Monocot	Liliopsida	Poales	Poaceae	Panicum	depauperatum
Monocot	Liliopsida	Poales	Poaceae	Panicum	lanuginosum
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Lycosidae	Pardosa	distincta
Arthropoda	Collembola	Entomobryomorpha	Isotomidae	Parisotoma	ekmani
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Lycosidae	Pardosa	fuscula
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Lycosidae	Pardosa	hyperborea
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Lycosidae	Pardosa	mackenziana
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Lycosidae	Pardosa	milvina
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Lycosidae	Pardosa	minutus
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Lycosidae	Pardosa	moesta
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Lycosidae	Pardosa	NULL
Arthropoda	Arachnida	Brachypilina	Achipteriidae	Parachipteria	sp1
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Lycosidae	Pardosa	sp
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Lycosidae	Pardosa	xerampelina

Arthropoda	Arachnida	Araneae	Salticidae	Pelegrina	flavipes
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Salticidae	Pellenes	montanus
Arthropoda	Arachnida	Brachypilina	Galumnidae	Pergalumna	emarginata
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Philonthus	caerulipennis
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Philodromidae	Philodromus	imbecillus
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Philodromidae	Philodromus	minutus
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Philodromidae	Philodromus	rufus
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Philodromidae	Philodromus	sp
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Philodromidae	Philodromus	sp
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Salticidae	Phidippus	whitmani
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Corinnidae	Phrurotimpus	certus
Pinophyta	Pinopsida	Pinales	Pinaceae	Picea	glauca
Pinophyta	Pinopsida	Pinales	Pinaceae	Picea	mariana
Arthropoda	Arachnida	Brachypilina	Galumnidae	Pilogalumna	sp1
Pinophyta	Pinopsida	Pinales	Pinaceae	Pinus	banksiana
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Lycosidae	Pirata	cantralli
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Lycosidae	Pirata	minutus
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Lycosidae	Pirata	montanus
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Lycosidae	Pirata	piraticus
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Araneidae	Pitiohyphantes	subarcticus
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Platynus	decentis
Arthropoda	Arachnida	Brachypilina	Crotoniidae	Heminothrus	sp1
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Pocadicnemis	americana
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Poecilus	lucublandus
Arthropoda	Collembola	Symphyleona	Katiannidae	Polykatianna	intermedia
Eudicots	Magnoliopsida	Fabales	Polygalaceae	Polygala	paucifolia
Eudicots	Magnoliopsida	Malpighiales	Salicaceae	Populus	tremuloides
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Porrhomma	terrestre
Eudicots	Magnoliopsida	Rosales	Rosaceae	Potentilla	tridentata
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Proteinus	acadiensis
Arthropoda	Arachnida	Brachypilina	Oribotritiidae	Protoribotritia	oligotricha
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Proteinus	parvulus
Protozoa	Protozoa	Protozoa	Protozoa	Protozoa	Protozoa
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Proteinus	pseudothomasi
Arthropoda	Collembola	Poduromorpha	Onychiuridae	Heteraphorura	subtenuis
Eudicots	Magnoliopsida	Rosales	Rosaceae	Prunus	pensylvanica
Arthropoda	Collembola	Poduromorpha	Neanuridae	Pseudachorutes	aureofasciatus
Arthropoda	Collembola	Entomobryomorpha	Isotomidae	Pseudanurophorus	binoculatus

Arthropoda	Arachnida	Brachypilina	Achipteriidae	Pseudachipteria	sp1
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Pseudopsis	subulata
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Pterostichus	adstrictus
Pteridophyta	Pteridopsida	Dennstaedtiales	Dennstaedtiaceae	Pteridium	aquilinum
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Pterostichus	coracinus
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Pterostichus	NULL
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Pterostichus	pensylvanicus
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Pterostichus	punctatissimus
Arthropoda	Collembola	Symphyleona	Arrhopalitidae	Pygmarrhopalites	amarus
Arthropoda	Collembola	Symphyleona	Arrhopalitidae	Pygmarrhopalites	benitus
Arthropoda	Collembola	Symphyleona	Arrhopalitidae	Pygmarrhopalites	marshalli
Arthropoda	Collembola	Symphyleona	Arrhopalitidae	Pygmarrhopalites	pygmaeus
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Quedius	fulvicollis
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Quedius	labradorensis
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Quedius	rusticus
Eudicots	Magnoliopsida	Saxifragales	Grossulariaceae	Ribes	glandulosum
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Theridiidae	Robertus	fuscus
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Theridiidae	Robertus	riparius
Eudicots	Magnoliopsida	Rosales	Rosaceae	Rosa	acicularis
Eudicots	Magnoliopsida	Rosales	Rosaceae	Rubus	idaeus
Eudicots	Magnoliopsida	Rosales	Rosaceae	Rubus	pubescens
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Theridiidae	Rugathodes	aurantius
Eudicots	Magnoliopsida	Caryophyllales	Polygonaceae	Rumex	acetosa
Eudicots	Magnoliopsida	Malpighiales	Salicaceae	Salix	humilis
Eudicots	Magnoliopsida	Malpighiales	Salicaceae	Salix	sp
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Scaphinotus	bilobus
Arthropoda	Arachnida	Brachypilina	Scheloribatidae	Scheloribates	pallidulus
Monocot	Liliopsida	Poales	Poaceae	Schizasne	purpurescens
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Sciastes	truncatus
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Scotinotylus	pallidus
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Liocranidae	Scotinella	pugnata
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Scotinotylus	sp
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Scyletria	inflata
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Salticidae	Sibianor	aemulus
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Silusa	californica
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Silusida	marginella
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Araneidae	Singa	keyserlingi
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Sisicottus	montanus

Arthropoda	Collembola	Symphyleona	Katiannidae	Sminthurinus	henshawi
Arthropoda	Collembola	Symphyleona	Katiannidae	Polykatianna	intermedia
Arthropoda	Collembola	Symphyleona	Sminthuridae	Sminthurides	lepus
Arthropoda	Collembola	Symphyleona	Sminthuridae	Sminthurus	medialis
Arthropoda	Collembola	Symphyleona	Sminthuridae	Sminthurides	occultus
Arthropoda	Collembola	Symphyleona	Katiannidae	Sminthurinus	quadrimaculatus
Eudicots	Magnoliopsida	Asterales	Asteraceae	Solidago	hispida
Eudicots	Magnoliopsida	Asterales	Asteraceae	Solidago	junceae
Eudicots	Magnoliopsida	Asterales	Asteraceae	Solidago	nemorosa
Eudicots	Magnoliopsida	Rosales	Rosaceae	Sorbus	americana
Eudicots	Magnoliopsida	Rosales	Rosaceae	Sorbus	decorum
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Souessa	spinifera
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Sphaeroderus	nitidicollis
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Sphaeroderus	stenostomus
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Theridiidae	Steatoda	albomaculata
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Stenus	spp.
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Styloctetor	stativus
Arthropoda	Arachnida	Brachypilina	Suctobelbidae	Suctobelbella	sp1
Arthropoda	Arachnida	Brachypilina	Suctobelbidae	Suctobelbella	sp2
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Syntomus	americanus
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	Synuchus	impunctatus
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Tachinus	addendus
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Tachyporus	dispar
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Tachinus	fumipennis
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Tachinus	luridus
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Tachinus	memnonius
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Tachinus	picipes
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Tachinus	quebecensis
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Tapinocyba	minuta
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Tapinocyba	simplex
Arthropoda	Arachnida	Brachypilina	Tectocepheidae	Tectocepheus	velatus
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Tennesseellum	formicum
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Tenuiphantes	zebra
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Tetragnathidae	Tetragnatha	laboriosa
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Philodromidae	Thanatus	formicinus
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Philodromidae	Thanatus	striatus
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Theridiidae	Theonoe	stridula
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Philodromidae	Tibellus	maritimus

Arthropoda	Arachnida	Araneae	Philodromidae	Tibellus	oblongus
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Philodromidae	Tibellus	sp
Arthropoda	Collembola	Entomobryomorpha	Tomoceridae	Tomocerus	flavescens
Arthropoda	Collembola	Entomobryomorpha	Tomoceridae	Tomocerina	lamellifera
Arthropoda	Arachnida	Brachypilina	Trhypochthoniidae	Trhypochthonius	americanus
Eudicots	Magnoliopsida	Ericales	Primulaceae	Trientalis	borealis
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Lycosidae	Trochosa	ruricola
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Lycosidae	Trochosa	terricola
Arthropoda	Collembola	Poduromorpha	Tullbergidae	Mesaphorura	yosiii
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Tunagyna	debilis
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Salticidae	Tutelina	similis
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Tympanophorus	puncticollis
Arthropoda	Diplopoda	Julida	Parajulidae	Uroblaniulus	canadensis
Eudicots	Magnoliopsida	Ericales	Ericaceae	Vaccinium	angustifolium
Eudicots	Magnoliopsida	Ericales	Ericaceae	Vaccinium	myrtilloides
Eudicots	Magnoliopsida	Malpighiales	Violaceae	Viola	adunca
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Walckenaeria	atrotibialis
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Walckenaeria	castanea
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Walckenaeria	communis
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Walckenaeria	digitata
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Walckenaeria	directa
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Walckenaeria	exigua
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Walckenaeria	minuta
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Walckenaeria	nr directa
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Linyphiidae	Walckenaeria	spiralis
Arthropoda	Collembola	Poduromorpha	Hypogastruridae	Willemia	anophtalma
Arthropoda	Collembola	Poduromorpha	Hypogastruridae	Xenylla	humicola
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Thomisidae	Xysticus	canadensis
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Thomisidae	Xysticus	discursans
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Thomisidae	Xysticus	elegans
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Thomisidae	Xysticus	ellipticus
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Thomisidae	Xysticus	emertoni
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Thomisidae	Xysticus	ferox
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Thomisidae	Xysticus	luctuosus
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Thomisidae	Xysticus	montanensis
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Thomisidae	Xysticus	obscurus
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Thomisidae	Xysticus	punctatus
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Thomisidae	Xysticus	sp

Arthropoda	Arachnida	Araneae	Thomisidae	Xysticus	triguttatus
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Thomisidae	Xysticus	xerampelina
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Gnaphosidae	Zelotes	fratris
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Gnaphosidae	Zelotes	puritanus
Arthropoda	Arachnida	Araneae	Gnaphosidae	Zelotes	sp
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Zyras	obliques
Arthropoda	Chilopoda	Scolopendromorpha	NULL	NULL	sp

Appendix C.9 : Chemistry composition of the litter put in the microcosms

Résultats carbone et azote élémentaire		
Nom échantillon	%N	%C
Jack_Pine#1	0,3900	51,6000
Jack_Pine#2	0,3800	51,1000
Jack_Pine#3	0,3800	51,4300
Mean \pm SD	0,383 \pm 0,005	51,377 \pm 0,207
Prunus#1	1,2800	48,2300
Prunus#2	1,5500	48,2800
Prunus#3	1,5700	48,5600
Mean \pm SD	1,467 \pm 0,132	48,357 \pm 0,145

BIBLIOGRAPHIE

- Albouy, C., Velez, L., Coll, M., Colloca, F., Le Loc'h, F., Mouillot, D., Gravel, D. (2014). From projected species distribution to food-web structure under climate change. *Global Change Biology* 20, 730–741.
- Allesina, S., Tang, S. (2012). Stability criteria for complex ecosystems. *Nature* 483, 205–208.
- Aubin, I., Beaudet, M., Messier, C. (2000). Light extinction coefficients specific to the understorey vegetation of the southern boreal forest, quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 30, 168–177.
- Aubin, I., Messier, C., Gachet, S., Lawrence, K., McKenney, D., Arseneault, A., Bell, W., De Grandpré, W., Shipley, B., Ricard, J. (2012). Topic-traits of plants in canada. <http://www.nrcan.gc.ca/forests/research-centres/glfc/topic/20303>.
- Aubin, I., Venier, L., Pearce, J., Moretti, M. (2013). Can a trait-based multi-taxa approach improve our assessment of forest management impact on biodiversity? *Biodiversity and Conservation* 22, 2957–2975.
- Auclair, A. N., Carter, T. B. (1993). Forest wildfires as a recent source of co₂ at northern latitudes. *Canadian Journal of Forest Research* 23, 1528–1536.
- Bardgett, R. D. (2005). *The Biology of Soil : A Community and Ecosystem Approach (Biology of Habitats)*. Oxford University Press.
- Bardgett, R. D., Frankland, J. C., Whittaker, J. B. (1993). The effects of agricultural management on the soil biota of some upland grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 45, 25–45.
- Bardgett, R. D., Wardle, D. A. (2010). *Aboveground-Belowground Linkages : Biotic Interactions, Ecosystem Processes, and Global Change*. Oxford University Press.
- Bartomeus, I., Gravel, D., Tylianakis, J. M., Aizen, M., Dickie, I., Bernard-Verdier, M. (2016). A common framework for identifying rules across different types of interactions. *Functional Ecology* 10, 1–40.
- Battigelli, J. P., Spence, J. R., Langor, D. W., Berch, S. M. (2004). Short-term impact of forest soil compaction and organic matter removal on soil mesofauna density and oribatid mite diversity. *Canadian Journal of Forest Research* 1149, 1136–1149.
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Kafka, V., Lefort, P., Lesieur, D. (2001). Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest : consequences for sustainable forestry. *Canadian Journal of Forest Research* 31, 384–391.

- Bíla, K., Moretti, M., de Bello, F., Dias, A. T. C., Pezzatti, G. B., Van Oosten, A. R., Berg, M. P. (2014). Disentangling community functional components in a litter-macrodetrivore model system reveals the predominance of the mass ratio hypothesis. *Ecology and Evolution* 4, 408–416.
- Bird, G. a., Chatarpaul, L. (1986). Effect of whole-tree and conventional forest harvest on soil microarthropods. *Canadian Journal of Zoology* 64, 1986–1993.
- Blackman, G. E., Black, J. N. (1959). Physiological and ecological studies in the analysis of plant environmentxii. the role of the light factor in limiting growth. *Annals of Botany* 23, 131–145.
- Bohan, D. A., Boffey, C. W. H., Brooks, D. R., Clark, S. J., Dewar, A. M., Firbank, L. G., Haughton, A. J., Hawes, C., Heard, M. S., May, M. J., Osborne, J. L., Perry, J. N., Rothery, P., Roy, D. B., Scott, R. J., Squire, G. R., Woiwod, I. P., Champion, G. T. (2005). Effects on weed and invertebrate abundance and diversity of herbicide management in genetically modified herbicide-tolerant winter-sown oilseed rape. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society* 272, 463–74.
- Bohannon, B. J. M., Lenski, R. E. (2000). The Relative Importance of Competition and Predation Varies with Productivity in a Model Community. *The American Naturalist* 156, 329–340.
- Boyce, M., Anderson, E. (1999). Evaluating the role of carnivores in the greater yellowstone ecosystem. *Carnivores in ecosystems : the Yellowstone experience*. Yale University Press, New Haven, Connecticut , 265–283.
- Bradford, M. A., Tordoff, G. M., Eggers, T., Jones, T. H., John, E., Newington, J. E. (2002). Microbiota , Fauna , and Mesh Size Interactions in Litter Decomposition. *Oikos* 99, 317–323.
- Breiman, L. (2001). Random forests. *Machine learning* 45, 5–32.
- Brose, U., Hillebrand, H. (2016). Biodiversity and ecosystem functioning in dynamic landscapes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences* 371, 20150267.
- Brose, U., Scheu, S. (2014). Into darkness : unravelling the structure of soil food webs. *Oikos* 123, 1153–1156.
- Brose, U., Williams, R. J., Martinez, N. D. (2006). Allometric scaling enhances stability in complex food webs. *Ecology Letters* 9, 1228–36.
- Brousseau, P.-M., Gravel, D., Handa, I. T. (2018). Trait matching and phylogeny as predictors of predator-prey interactions involving ground beetles. *Functional Ecology* 32, 192–202.

- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., West, G. B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85, 1771–1789.
- Butenschoen, O., Scheu, S., Eisenhauer, N. (2011). Interactive effects of warming, soil humidity and plant diversity on litter decomposition and microbial activity. *Soil Biology and Biochemistry* 43, 1902–1907.
- Cadotte, M. W., Cavender-Bares, J., Tilman, D., Oakley, T. H. (2009). Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. *PloS one* 4, e5695.
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Kinzig, A. P. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486, 59–67.
- Castro, A., Wise, D. H. (2009). Influence of fine woody debris on spider diversity and community structure in forest leaf litter. *Biodiversity and Conservation* 18, 3705–3731.
- Castro, A., Wise, D. H. (2010). Influence of fallen coarse woody debris on the diversity and community structure of forest-floor spiders (Arachnida : Araneae). *Forest Ecology and Management* 260, 2088–2101.
- Climate Ontario (2011). Historical climate trends for timmins, ontario. Tech. rep.
- Cornelissen, J., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D., Reich, P., Ter Steege, H., Morgan, H., Van Der Heijden, M., et al. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian journal of Botany* 51, 335–380.
- Cornelissen, J., Thompson, K. (1997). Functional leaf attributes predict litter decomposition rate in herbaceous plants. *The New Phytologist* 135, 109–114.
- Cortez, J., Garnier, E., Pérez-Harguindeguy, N., Debussche, M., Gillon, D. (2007). Plant traits, litter quality and decomposition in a Mediterranean old-field succession. *Plant and Soil* 296, 19–34.
- Dagg, J., Anderson, K., Lovekin, D., Weis, T. (2011). eNGO and Conservation Group Outreach on Biomass , 89.
- De Oliveira, T., Hättenschwiler, S., Handa, I. T. (2010). Snail and millipede complementarity in decomposing Mediterranean forest leaf litter mixtures. *Functional Ecology* 24, 937–946.
- De Roos, A. M., Persson, L. (2002). Size-dependent life-history traits promote catastrophic collapses of top predators. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99, 12907–12912.

- de Ruiter, P. C., Veen, J. a., Moore, J. C., Brussaard, L., Hunt, W. H. (1993). Calculation of nitrogen mineralization in soil food webs. *Plant and Soil* 157, 263–273.
- Deraison, H., Badenhauer, I., Börger, L., Gross, N. (2015). Herbivore effect traits and their impact on plant community biomass : an experimental test using grasshoppers. *Functional ecology* 29, 650–661.
- Digel, C., Curtsdotter, A., Riede, J., Klarner, B., Brose, U. (2014). Unravelling the complex structure of forest soil food webs : higher omnivory and more trophic levels. *Oikos* 123, 1157–1172.
- Digel, C., Riede, J. O., Brose, U. (2011). Body sizes, cumulative and allometric degree distributions across natural food webs. *Oikos* 120, 503–509.
- Dolédec, S., Chessel, D., Ter Braak, C., Champely, S. (1996). Matching species traits to environmental variables : a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics* 3, 143–166.
- Dray, S., Legendre, P. (2008). Testing the Species Traits – Environment Relationships : the Fourth-Corner Problem Revisited. *Ecology* 89, 3400–3412.
- Driscoll, D. a., Weir, T. (2005). Beetle Responses to Habitat Fragmentation Depend on Ecological Traits, Habitat Condition, and Remnant Size. *Conservation Biology* 19, 182–194.
- Duffy, J. E., Cardinale, B. J., France, K. E., McIntyre, P. B., Thébault, E., Loreau, M. (2007). The functional role of biodiversity in ecosystems : incorporating trophic complexity. *Ecology Letters* 10, 522–538.
- Dunne, J. A. (2005). The Network Structure of Food Webs. In : Dunne, J. A., Pascual, M. (Eds.), *Ecological Networks : Linking Structure to Dynamics in Food Webs*. Oxford University Press, Ch. 2, pp. 27–86.
- Dunne, J. A. (2006). The network structure of food webs. In : Pascual, M., Dunne, J. A. (Eds.), *Ecological networks : Linking structure and dynamics*. Oxford University Press, Oxford, pp. 27–86.
- Eisenhauer, N. (2011). Aboveground–belowground interactions as a source of complementarity effects in biodiversity experiments. *Plant and Soil* 351, 1–22.
- Eisenhauer, N., Sabais, A. C., Scheu, S. (2011). Collembola species composition and diversity effects on ecosystem functioning vary with plant functional group identity. *Soil Biology and Biochemistry* 43, 1697–1704.
- Eklöf, A., Ebenman, B. (2006). Species loss and secondary extinctions in simple and complex model communities. *Journal of Animal Ecology* 75, 239–246.

- Eklöf, A., Jacob, U., Kopp, J., Bosch, J., Castro-Urgal, R., Chacoff, N. P., Dalsgaard, B., de Sassi, C., Galetti, M., Guimarães, P. R., Lomáscolo, S. B., Martín González, A. M., Pizo, M. A., Rader, R., Rodrigo, A., Tylianakis, J. M., Vázquez, D. P., Allesina, S. (2013). The dimensionality of ecological networks. *Ecology Letters* 16, 577–83.
- Elmhagen, B., Rushton, S. P. (2007). Trophic control of mesopredators in terrestrial ecosystems : top-down or bottom-up ? *Ecology Letters* 10, 197–206.
- Environment Canada (2013). National climate data and information archive. http://www.climate.weatheroffice.gc.ca/Welcome_e.html, accessed : 2013-06-26.
- Fenton, N. J., Frego, K. A., Sims, M. R. (2003). Changes in forest floor bryophyte (moss and liverwort) communities 4 years after forest harvest. *Canadian Journal of Botany* 81, 714–731.
- Fierer, N., Craine, J. M., McLauchlan, K., Schimel, J. P. (2005). Litter quality and the temperature sensitivity of decomposition. *Ecology* 86, 320–326.
- Filser, J. (2002). The role of collembola in carbon and nitrogen cycling in soil. *Pedobiologia* 245, 234–245.
- Fleming, R., Leblanc, J.-D., Hazlett, P., Weldon, T., Irwin, R., Mossa, D. (2014). Effect of biomass harvest intensity and soil disturbance on jack pine stand productivity : 15-year results. *Canadian Journal of Forest Research* 44, 1566–1574.
- Fraser, L. H., Harrower, W. L., Garris, H. W., Davidson, S., Hebert, P. D. N., Howie, R., Moody, A., Polster, D., Schmitz, O. J., Sinclair, A. R. E., Starzomski, B. M., Sullivan, T. P., Turkington, R., Wilson, D. (2015). A call for applying trophic structure in ecological restoration. *Restoration Ecology* 23, 503–507.
- Freedman, B., Zelazny, V., Beaudette, D., Fleming, T., Johnson, G., Flemming, S., Gerrow, J., Forbes, G., Woodley, S. (1996). Biodiversity implications of changes in the quantity of dead organic matter in managed forests. *Environmental Reviews* 4, 238–265.
- French Foundation for Biodiversity Research (2012a). Betsi : A database for soil invertebrate biological and ecological traits. <http://betsi.cesab.org/>, accessed : 2018-01-20.
- French Foundation for Biodiversity Research (2012b). Tebis : Le réseau sur les traits Écologiques et biologiques des organismes du sol. <http://www.reseau-tebis.fr>, accessed : 2018-01-20.
- Frey, B., Niklaus, P. a., Kremer, J., Lüscher, P., Zimmermann, S. (2011). Heavy-machinery traffic impacts methane emissions as well as methanogen abundance and community structure in oxic forest soils. *Applied and environmental microbiology* 77, 6060–6068.
- Froehlich, H. A., McNabb, D. H. (1983). Minimizing soil compaction in pacific northwest forests. Tech. rep.

- Gagic, V., Bartomeus, I., Jonsson, T., Taylor, A., Winqvist, C., Fischer, C., Slade, E. M., Steffan-Dewenter, I., Emmerson, M., Potts, S. G., et al. (2015). Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences* 282, 20142620.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M. L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., Toussaint, J. P. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85, 2630–2637.
- Gessner, M. O., Swan, C. M., Dang, C. K., McKie, B. G., Bardgett, R. D., Wall, D. H., Hättenschwiler, S. (2010a). Diversity meets decomposition. *Trends in Ecology and Evolution* 25, 372–380.
- Gessner, M. O., Swan, C. M., Dang, C. K., McKie, B. G., Bardgett, R. D., Wall, D. H., Hättenschwiler, S. (2010b). Diversity meets decomposition. *Trends in Ecology & Evolution* 25, 372–80.
- Gobbi, M., Rossaro, B., Vater, A., De Bernardi, F., Pelfini, M., Brandmayr, P. (2007). Environmental features influencing carabid beetle (coleoptera) assemblages along a recently deglaciated area in the alpine region. *Ecological Entomology* 32, 682–689.
- Grace, J., Keeley, J. (2006). Setting expectations for the ecological condition of streams : The concept of reference condition. *Ecological Applications* 16, 1267–1276.
- Gravel, D., Albouy, C., Thuiller, W. (2016). The meaning of functional trait composition of food webs for ecosystem functioning. *Phil. Trans. R. Soc. B* 371, 20150268.
- Gravel, D., Poisot, T., Albouy, C., Velez, L., Mouillot, D. (2013). Inferring food web structure from predator–prey body size relationships. *Methods in Ecology and Evolution* 4, 1083–1090.
- Greacen, E. L., Sands, R. (1980). Compaction of forest soils. a review. *Soil Research* 18, 163–189.
- Grigulis, K., Lavorel, S., Krainer, U., Legay, N., Baxendale, C., Dumont, M., Kastl, E., Arnoldi, C., Bardgett, R. D., Poly, F., Pommier, T., Schloter, M., Tappeiner, U., Bahn, M., Clément, J.-c. (2013). Relative contributions of plant traits and soil microbial properties to mountain grassland ecosystem services. *Journal of Ecology* 101, 47–57.
- Handa, I., Raymond-Léonard, L., Boisvert-Marsh, L., Dupuch, A., Aubin, I. (2017). Critter : Canadian repository of invertebrate traits and trait-like ecological records. <http://www.nrcan.gc.ca/forests/research-centres/glfc/20303>, accessed : 2017-11-25.

- Handa, I. T., Aerts, R., Berendse, F., Berg, M. P., Bruder, A., Butenschoen, O., Chauvet, E., Gessner, M. O., Jabiol, J., Makkonen, M., McKie, B. G., Malmqvist, B., Peeters, E. T. H. M., Scheu, S., Schmid, B., van Ruijven, J., Vos, V. C. A., Hättenschwiler, S. (2014). Consequences of biodiversity loss for litter decomposition across biomes. *Nature* 509, 218–221.
- Hart, S. A., Chen, H. Y. (2008). Fire, logging, and overstory affect understory abundance, diversity, and composition in boreal forest. *Ecological Monographs* 78, 123–140.
- Hartmann, M., Howes, C. G., Vaninsberghe, D., Yu, H., Bachar, D., Christen, R., Henrik Nilsson, R., Hallam, S. J., Mohn, W. W. (2012). Significant and persistent impact of timber harvesting on soil microbial communities in Northern coniferous forests. *The ISME journal* 6, 2199–2218.
- Hättenschwiler, S., Gasser, P. (2005). Soil animals alter plant litter diversity effects. *PNAS* 102, 1519–1524.
- Hawes, C., Haughton, a. J., Osborne, J. L., Roy, D. B., Clark, S. J., Perry, J. N., Rothery, P., Bohan, D. a., Brooks, D. R., Champion, G. T., Dewar, a. M., Heard, M. S., Woiwod, I. P., Daniels, R. E., Young, M. W., Parish, a. M., Scott, R. J., Firbank, L. G., Squire, G. R. (2003). Responses of plants and invertebrate trophic groups to contrasting herbicide regimes in the Farm Scale Evaluations of genetically modified herbicide-tolerant crops. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 358, 1899–1913.
- Hedde, M., Bureau, F., Chauvat, M., Decaëns, T. (2010). Patterns and mechanisms responsible for the relationship between the diversity of litter macro-invertebrates and leaf degradation. *Basic and Applied Ecology* 11, 35–44.
- Hedlund, K., Boddy, L., Preston, C. M. (1991). Mycelial responses of the soil fungus, *mortierella isabellina*, to grazing by *onychiurus armatus* (collembola). *Soil Biology and Biochemistry* 23, 361–366.
- Heemsbergen, D. a., Berg, M. P., Loreau, M., van Hal, J. R., Faber, J. H., Verhoef, H. a. (2004). Biodiversity effects on soil processes explained by interspecific functional dissimilarity. *Science* 306, 1019–1020.
- Hooper, D. U., Solan, M., Symstad, A., Gessner, M. O., Díaz, S., Buchmann, N., Degrange, V., Grime, J. P., Hulot, F., Roy, J., Spehn, E., Peer, L. V. (2002). Species diversity , functional diversity , and ecosystem functioning. In : Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P. (Eds.), *Biodiversity and ecosystem functioning : a current synthesis*. Oxford University Press, pp. 195–208.
- Hooper, D. U., Vitousek, P. M. (1997). The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science* 277, 1302–1305.
- Horner, J. D., Gosz, J. R., Cates, R. G. (1988). The role of carbon-based plant secondary metabolites in decomposition in terrestrial ecosystems. *The American Naturalist* 132, 869–883.

- Huhta, V., Persson, T., Setälä, H. M. (1998). Functional implications of soil fauna diversity in boreal forests. *Applied soil ecology* 10, 277–288.
- Hunt, H., Coleman, D., Ingham, E., Ingham, R., Elliott, E., Moore, J., Rose, S., Reid, C., Morley, C. (1987). The detrital food web in a shortgrass prairie. *Biology and Fertility of Soils* 3, 57–68.
- Hunt, W. H., Wall, D. H. (2002). Modelling the effects of loss of soil biodiversity on ecosystem function. *Global Change Biology* 8, 33–50.
- Hutchinson, G. (1957). The multivariate niche. In : Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol. Vol. 22. p. 512.
- Ibanez, S., Bernard, L., Coq, S., Moretti, M., Lavorel, S., Gallet, C. (2013). Herbivory differentially alters litter dynamics of two functionally contrasted grasses. *Functional Ecology* 27, 1064–1074.
- Ings, T. C., Montoya, J. M., Bascompte, J., Blüthgen, N., Brown, L., Dormann, C. F., Edwards, F., Figueroa, D., Jacob, U., Jones, J. I., Lauridsen, R. B., Ledger, M. E., Lewis, H. M., Olesen, J. M., van Veen, F. J. F., Warren, P. H., Woodward, G. (2009). Ecological networks—beyond food webs. *The Journal of animal ecology* 78, 253–69.
- Ives, A. R., Gross, K., Klug, J. L. (1999). Stability and variability in competitive communities. *Science* 286, 542–544.
- Jackson, D. A. (1995). Protest : a procrustean randomization test of community environment concordance. *Ecoscience* 2, 297–303.
- Jeglum, J. K. (2003). Best forestry practices : a guide for the boreal forest in Ontario. [Sault Ste. Marie, Ont.] : Canada-Ontario Memorandum of Understanding for Cooperation in Forestry.
- Jonsell, M., Hansson, J., et al. (2011). Logs and stumps in clearcuts support similar saproxylic beetle diversity : implications for bioenergy harvest. *Silva Fennica* 45, 1053–1064.
- Keenan, R. J., Kimmins, J. (1993). The ecological effects of clear-cutting. *Environmental Reviews* 1, 121–144.
- Klimaszewski, J., Morency, M. J., Labrie, P., Séguin, A., Langor, D., Work, T., Bourdon, C., Thiffault, E., Paré, D., Newton, A. F., Thayer, M. K. (2013). Molecular and microscopic analysis of the gut contents of abundant rove beetle species (Coleoptera, staphylinidae) in the boreal balsam fir forest of Quebec, Canada. *ZooKeys* 353, 1–24.
- Krasnov, B. R., Shenbrot, G. I., Khokhlova, I. S., Degen, A. A. (2016). Trait-based and phylogenetic associations between parasites and their hosts : A case study with small mammals and fleas in the Palearctic. *Oikos* 125, 29–38.

- Kunstler, G., Falster, D., Coomes, D. A., Hui, F., Kooyman, Robert, M., Laughlin, D. C., Poorter, L., Vanderwel, M., Vieilledent, G., Wright, S. J., Aiba, M., Baraloto, C., Caspersen, J., Cornelissen, J. H. C., Gourlet-Fleury, S., Hanewinkel, M., Herault, B., Kattge, J., Kurokawa, H., Onoda, Y., Penuelas, J., Poorter, H., Uriarte, M., Richardson, S., Ruiz-Benito, P. (2016). Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature* 529, 204–207.
- Kwiaton, M., Hazlett, P., Morris, D., Fleming, R., Webster, K., Venier, L., Aubin, I. (2014). Island lake biomass harvest research and demonstration area : Establishment report. Tech. rep.
- Laakso, J., Setälä, H. M. (1999). Sensitivity of primary production to changes in the architecture of belowground food webs. *Oikos* 87, 57–64.
- Laganière, J., Paré, D., Bradley, R. L. (2009). Linking the abundance of aspen with soil faunal communities and rates of belowground processes within single stands of mixed aspen–black spruce. *Applied Soil Ecology* 41, 19–28.
- Lassauce, A., Lieutier, F., Bouget, C. (2012). Woodfuel harvesting and biodiversity conservation in temperate forests : Effects of logging residue characteristics on saproxylic beetle assemblages. *Biological Conservation* 147, 204–212.
- Lavorel, S. (2013). Plant functional effects on ecosystem services. *Journal of Ecology* 101, 4–8.
- Lavorel, S., Storkey, J., Bardgett, R. D., de Bello, F., Berg, M. P., Le Roux, X., Moretti, M., Mulder, C., Pakeman, R. J., Díaz, S., Harrington, R. (2013). A novel framework for linking functional diversity of plants with other trophic levels for the quantification of ecosystem services. *Journal of Vegetation Science* 24, 942–948.
- Leibold, M. A. (1996). A Graphical Model of Keystone Predators in Food Webs : Trophic Regulation of Abundance , Incidence , and Diversity Patterns in Communities. *The American Naturalist* 147, 784–812.
- Lindo, Z., Visser, S. (2004). Forest floor microarthropod abundance and oribatid mite (Acari : Oribatida) composition following partial and clear-cut harvesting in the mixedwood boreal forest. *Canadian journal of Forestry Research* 1006, 998–1006.
- Loreau, M., Hector, A. (2001). Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412, 72–6.
- Lucas, P. W. (2004). Dental functional morphology : how teeth work. Cambridge University Press.
- Lundkvist, H. (1983). Effects of clear-cutting on the enchytraeids in a scots pine forest soil in central Sweden. *Journal of Applied Ecology* 20, 873–885.

- MacArthur, R., Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of co-existing species. *The American Naturalist* 101, 377–385.
- Mainville, N. (2011). Fuelling a biomass. why burning trees for energy will harm people, the climate and forests. Tech. rep.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 178–85.
- McRae, D., Duchesne, L., Freedman, B., Lynham, T., Woodley, S. (2001). Comparisons between wildfire and forest harvesting and their implications in forest management. *Environmental Reviews* 9, 223–260.
- Messier, C., Posada, J., Aubin, I., Beaudet, M. (2009). Functional relationships between old-growth forest canopies, understorey light and vegetation dynamics. In : *Old-growth forests*. Springer, pp. 115–139.
- Milcu, A., Partsch, S., Langel, R., Scheu, S. (2006). The response of decomposers (earthworms , springtails and microorganisms) to variations in species and functional group diversity of plants. *Oikos* 3, 513–524.
- Minden, V., Kleyer, M. (2011). Testing the effect–response framework : key response and effect traits determining above-ground biomass of salt marshes. *Journal of Vegetation Science* 22, 387–401.
- Montoya, J., Woodward, G., Emmerson, M. C., Solé, R. V. (2009). Press perturbations and indirect effects in real food webs. *Ecology* 90, 2426–2433.
- Moore, J., Ingham, E., Coleman, D. (1987). Inter-and intraspecific feeding selectivity of *fol-somia candida* (willem)(collembola, isotomidae) on fungi. *Biology and Fertility of Soils* 5, 6–12.
- Moore, J. C., Walter, D. E., William, H. (1988). Micro- and mesobiota in belowground detrital food webs. *Annual review of Entomology* 33, 419–439.
- Morales-Castilla, I., Matias, M. G., Gravel, D., Araújo, M. B. (2015). Inferring biotic interactions from proxies. *Trends in ecology & evolution* 30, 347–356.
- Moretti, M., de Bello, F., Ibanez, S., Fontana, S., Pezzatti, G. B., Dziock, F., Rixen, C., Lavelle, S. (2013). Linking traits between plants and invertebrate herbivores to track functional effects of land-use changes. *Journal of Vegetation Science* 24, 949–962.
- Moretti, M., Dias, A. T. C., de Bello, F., Altermatt, F., Chown, S. L., Azcárate, F. M., Bell, J. R., Fournier, B., Hedde, M., Hortal, J., Ibanez, S., Öckinger, E., Sousa, J. P., Ellers, J., Berg, M. P. (2017). Handbook of protocols for standardized measurement of terrestrial invertebrate functional traits. *Functional Ecology* 31, 558–567.

- Moretti, M., Legg, C. J. (2009). Combining plant and animal traits to assess community functional responses to disturbance. *Ecography* 32, 299–309.
- Morris, R. J. (2010). Anthropogenic impacts on tropical forest biodiversity : a network structure and ecosystem functioning perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences* 365, 3709–3718.
- Naeem, S., Hahn, D. R., Schuurman, G. (2000). Producer - decomposer co-dependency influences biodiversity effects. *Nature* 403, 762–764.
- Neher, D., Weicht, T., Barbercheck, M. (2012). Linking invertebrate communities to decomposition rate and nitrogen availability in pine forest soils. *Applied Soil Ecology* 54, 14–23.
- Newmaster, S. G., Bell, F. W. (2002). The effects of silvicultural disturbances on cryptogam diversity in the boreal-mixedwood forest. *Canadian Journal of Forest Research* 32, 38–51.
- Nordén, B., Ryberg, M., Götmark, F., Olausson, B. (2004). Relative importance of coarse and fine woody debris for the diversity of wood-inhabiting fungi in temperate broadleaf forests. *Biological Conservation* 117, 1–10.
- Olsson, B., Staaf, H. (1995). Influence of harvesting intensity of logging residues on ground vegetation in coniferous forests. *Journal of Applied Ecology* 32, 640–654.
- Pace, M. L., Cole, J. J., Carpenter, S. R., Kitchell, J. F. (1999). Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 14, 483–488.
- Pearce, J. L., Venier, L. A., Eccles, G., Pedlar, J., McKenney, D. (2003). Influence of habitat and microhabitat on carabid (Coleoptera :Carabidae) assemblages in four stand types. *Biodiversity and Conservation* 13, 1305–1334.
- Persson, T. (1989). Role of soil animals in C and N mineralization. *Plant and Soil* 115, 241–245.
- Petchey, O. L., Gaston, K. J. (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5, 402–411.
- Peters, R. H. (1983). The ecological implications of body size. Vol. 1. Cambridge University Press.
- Pey, B., Nahmani, J., Auclerc, A., Capowiez, Y., Cluzeau, D., Cortet, J., Decaëns, T., Deharveng, L., Dubs, F., Joimel, S., Briard, C., Grumiaux, F., Laporte, M.-A., Pasquet, A., Pelosi, C., Pernin, C., Ponge, J.-F., Salmon, S., Santorufo, L., Hedde, M. (2014). Current use of and future needs for soil invertebrate functional traits in community ecology. *Basic and Applied Ecology* 15, 194–206.
- Polis, G. (1991). Complex trophic interactions in deserts : an empirical critique of food-web theory. *American Naturalist* 138, 123–155.

- Polis, G. a., Anderson, W. B., Holt, R. D. (1997). Toward an integration of landscape and food web ecology :The Dynamics of Spatially Subsidized Food Webs. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28, 289–316.
- Polis, G. A., Holt, R. D. (1992). Intraguild predation : the dynamics of complex trophic interactions. *Trends in Ecology & Evolution* 7, 151–154.
- Pulkki, R. (2014). Cut-to-length, tree length or full tree harvesting? <http://www.borealforest.org/world/innova/compare.htm>, accessed : 2017-11-30.
- Raffaelli, D., van der Putten, W., Persson, L., Wardle, D., Petchey, O., Koricheva, J., van der Heijden, M., Mikola, J., Kennedy, T. (2002). Multi-trophic dynamics and ecosystem processes. Oxford University Press, pp. 147–154.
- Rao, C. R. (1982). Diversity : Its Measurement , Decomposition , Apportionment and Analysis. *Sankhya : The Indian Journal of Statistics, Series A (1961-2002)* 44, 1–22.
- Reiss, J., Bailey, R. a., Perkins, D. M., Pluchinotta, A., Woodward, G. (2011). Testing effects of consumer richness, evenness and body size on ecosystem functioning. *The Journal of animal ecology* 80, 1145–54.
- Ressources-Naturelles-Canada (2017). Ressources naturelles canada. 2017. boreal forest. <https://www.nrcan.gc.ca/forests/boreal/13071>, accessed : 2017-11-30.
- Rezende, E. L., Jordano, P., Bascompte, J. (2007). Effects of phenotypic complementarity and phylogeny on the nested structure of mutualistic networks. *Oikos* 116, 1919–1929.
- Ribera, I., Dolédec, S., Downie, I. S., Foster, G. N. (2001). Effect of land disturbance and stress on species traits of ground beetle assemblages. *Ecology* 82, 1112–1129.
- Riffell, S., Verschuyt, J., Miller, D., Wigley, T. B. (2011). Biofuel harvests, coarse woody debris, and biodiversity – A meta-analysis. *Forest Ecology and Management* 261, 878–887.
- Ripple, W. J., Beschta, R. L. (2012). Trophic cascades in Yellowstone : The first 15years after wolf reintroduction. *Biological Conservation* 145, 205–213.
- Ritchie, E. G., Johnson, C. N. (2009). Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology Letters* 12, 982–998.
- Rouifed, S., Handa, I. T., David, J.-F., Hättenschwiler, S. (2010). The importance of biotic factors in predicting global change effects on decomposition of temperate forest leaf litter. *Oecologia* 163, 247–56.
- Rousseau, L., Venier, L., Hazlett, P., Fleming, R., Morris, D., Handa, I. T. (2018). Forest floor mesofauna communities respond to a gradient of biomass removal and soil disturbance in a boreal jack pine (*pinus banksiana*) stand of northeastern ontario (canada). *Forest Ecology and Management* 407, 155 – 165.

- Schimel, J. P., Gullledge, J. M., Clein-Curley, J. S., Lindstrom, J. E., Braddock, J. F. (1999). Moisture effects on microbial activity and community structure in decomposing birch litter in the Alaskan taiga. *Soil Biology and Biochemistry* 31, 831–838.
- Schmidt, M., Macdonald, S., Rothwell, R. L. (1996). Impacts of harvesting and mechanical site preparation on soil compaction properties on mixed-wood boreal forest sites in Alberta. *Forest Ecology and Management* 76, 531–540.
- Schmitz, O. J. (2008). Effects of predator hunting mode on grassland ecosystem function. *Science* 319, 952–4.
- Schneider, F. D., Scheu, S., Brose, U. (2012). Body mass constraints on feeding rates determine the consequences of predator loss. *Ecology Letters* 15, 436–443.
- Schneider, K., Maraun, M. (2009). Top-down control of soil microarthropods - Evidence from a laboratory experiment. *Soil Biology and Biochemistry* 41, 170–175.
- Seath, I. (1977). The effects of increasing mandibular load on electrical activity in the mandibular closer muscles during feeding in the desert locust, *schistocerca gregaria*. *Physiological Entomology* 2, 237–240.
- Shipley, B. (2009). Confirmatory path analysis in a generalized multilevel context. *Ecology* 90, 363–368.
- Smenderovac, E. E., Webster, K., Caspersen, J., Morris, D., Hazlett, P., Basiliko, N. (2017). Does intensified boreal forest harvesting impact soil microbial community structure and function? *Canadian Journal of Forest Research* 47, 916–925.
- Sohlenius, B. Y. B. (1982). Short-term influence of clear-cutting on abundance of soil microfauna (Nematoda, Rotatoria and Tardigrada) in a Swedish pine forest soil. *Journal of Applied Ecology* 19, 349–359.
- Sole, R. V., Montoya, M. (2001). Complexity and fragility in ecological networks. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 268, 2039–2045.
- Spitz, J., Ridoux, V., Brind'Amour, A. (2014). Let's go beyond taxonomy in diet description : testing a trait-based approach to prey-predator relationships. *The Journal of animal ecology* 83, 1137–1148.
- Srivastava, D. S., Cardinale, B. J., Downing, A. L., Duffy, J. E., Jouseau, C., Sankaran, M., Wright, J. P. (2009). Diversity has stronger top-down than bottom-up effects on decomposition. *Ecology* 90, 1073–83.
- Stefani, F. O., Klimaszewski, J., Morency, M.-J., Bourdon, C., Labrie, P., Blais, M., Venier, L., Séguin, A. (2016). Fungal community composition in the gut of rove beetles (coleoptera : Staphylinidae) from the canadian boreal forest reveals possible endosymbiotic interactions for dietary needs. *Fungal Ecology* 23, 164–171.

- Suding, K. N., Lavorel, S., Chapin, F. S., Cornelissen, J. H. C., Díaz, S., Garnier, E., Goldberg, D., Hooper, D. U., Jackson, S. T., Navas, M.-L. (2008). Scaling environmental change through the community-level : a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology* 14, 1125–1140.
- Teuben, A., Roelofsma, T. A. P. J. (1990). Dynamic interactions between functional groups of soil arthropods and microorganisms during decomposition of coniferous litter in microcosm experiments. *Biology and Fertility of Soils* 9, 145–151.
- Thébault, E., Loreau, M. (2006). The relationship between biodiversity and ecosystem functioning in food webs. *Ecological Research* 21, 17–25.
- Thiffault, E., Hannam, K. D., Paré, D., Titus, B. D., Hazlett, P. W., Maynard, D. G., Brais, S. (2011). Effects of forest biomass harvesting on soil productivity in boreal and temperate forests—a review. *Environmental Reviews* 19, 278–309.
- Thompson, R. M., Brose, U., Dunne, J. a., Hall, R. O., Hladysz, S., Kitching, R. L., Martinez, N. D., Rantala, H., Romanuk, T. N., Stouffer, D. B., Tylianakis, J. M. (2012). Food webs : reconciling the structure and function of biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution* 27, 689–697.
- Thompson, R. M., Townsend, C. R. (2005). Energy availability , spatial heterogeneity and ecosystem size predict food-web structure in streams. *Oikos* 108, 137–148.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P. B., Ritchie, M., Siemann, E. (1997a). The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science* 277, 1300–1302.
- Tilman, D., Lehman, C. L., Thomson, K. T. (1997b). Plant diversity and ecosystem productivity : Theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94, 1857–1861.
- Toivanen, T., Markkanen, A., Kotiaho, J. S., Halme, P. (2012). The effect of forest fuel harvesting on the fungal diversity of clear-cuts. *Biomass and Bioenergy* 39, 84–93.
- Tylianakis, J. M., Didham, R. K., Bascompte, J., Wardle, D. A. (2008). Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11, 1351–1363.
- Tylianakis, J. M., Laliberté, E., Nielsen, A., Bascompte, J. (2010). Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation* 143, 2270–2279.
- Varady-Szabo, H., Buddle, C. M. (2006). On the relationships between ground-dwelling spider (araneae) assemblages and dead wood in a northern sugar maple forest. *Biodiversity and Conservation* 15, 4119–4141.

- Venier, L., Work, T., Klimaszewski, J., Morris, D. M., Bowden, J., Kwiaton, M. M., Webster, K., Hazlett, P. (2017). Ground-dwelling arthropod response to fire and clearcutting in jack pine : implications for ecosystem management. *Canadian Journal of Forest Research* 47, 1614–1631.
- Venier, L. A., Thompson, I. D., Fleming, R., Malcolm, J., Aubin, I., Trofymow, J. A., Langor, D., Sturrock, R., Patry, C., Outerbridge, R. O., Holmes, S. B., Haeussler, S., Grandpré, L. D., Chen, H. Y. H., Bayne, E., Arsenault, A., Brandt, J. P. (2014). Effects of natural resource development on the terrestrial biodiversity of Canadian boreal forests 1. *Environmental Review* 490, 457–490.
- Verschuyt, J., Riffell, S., Miller, D., Wigley, T. B. (2011). Biodiversity response to intensive biomass production from forest thinning in North American forests – A meta-analysis. *Forest Ecology and Management* 261, 221–232.
- Villéger, S., Mason, N. W. H., Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89, 2290–301.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional ! *Oikos* 116, 882–892.
- Wan, S., Norby, R. J., Ledford, J., Weltzin, J. F. (2007). Responses of soil respiration to elevated CO₂, air warming, and changing soil water availability in a model old-field grassland. *Global Change Biology* 13, 2411–2424.
- Wang, S., Brose, U. (2018). Biodiversity and ecosystem functioning in food webs : the vertical diversity hypothesis. *Ecology letters* 21, 9–20.
- Wardle, D. A. (2006). The influence of biotic interactions on soil biodiversity. *Ecology Letters* 9, 870–86.
- Wardle, D. A., Bardgett, R. D., Klironomos, J. N., Setälä, H. M., van der Putten, W. H., Wall, D. H. (2004). Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science* 304, 1629–33.
- Webster, K. L., Wilson, S. A., Hazlett, P. W., Fleming, R. L., Morris, D. M. (2016). Soil CO₂ efflux and net ecosystem exchange following biomass harvesting : Impacts of harvest intensity, residue retention and vegetation control. *Forest Ecology and Management* 360, 181–194.
- Werner, E. E., Peacor, S. D. (2003). a Review of Trait-Mediated Indirect Interactions in Ecological Communities Introduction and the Conceptual Problem. *Special Feature Ecology* 84, 1083–1100.
- Woodward, G., Ebenman, B., Emmerson, M., Montoya, J. M., Olesen, J. M., Valido, A., Warren, P. H. (2005). Body size in ecological networks. *Trends in ecology & evolution* 20, 402–9.

- Woodward, G., Hildrew, A. G. (2002). Body-size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web. *Journal of Animal Ecology* 71, 1063–1074.
- Work, T., Klimaszewski, J., Thiffault, E., Bourdon, C., Pare, D., Bousquet, Y., Venier, L. A., Titus, B. D. (2013). Initial responses of rove and ground beetles (Coleoptera, Staphylinidae, Carabidae) to removal of logging residues following clearcut harvesting in the boreal forest of Quebec, Canada. *ZooKeys* 258, 31–52.
- Worrell, R., Hampson, A. (1997). The influence of some forest operations on the sustainable management of forest soils — a review. *Forestry* 70, 61–85.
- Wright, J. P., Naeem, S., Hector, A., Lehman, C. L., Reich, P. B., Schmid, B., Tilman, D. (2006). Conventional functional classification schemes underestimate the relationship with ecosystem functioning. *Ecology Letters* 9, 111–20.
- Yemshanov, D., McKenney, D. W., Fraleigh, S., McConkey, B., Huffman, T., Smith, S. (2014). Cost estimates of post harvest forest biomass supply for Canada. *Biomass and Bioenergy* 69, 80–94.
- Yodzis P., Innes S. (1992). Body Size and Consumer-Resource Dynamics. *American Society of Naturalists* 139, 1151–1175.

